

UNIVERSIDADE FEDERAL DOS VALES DO JEQUITINHONHA E MUCURI

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

Julya Pires Souza

**A ASSOCIAÇÃO DE *C. MINENSIS* (WERDERM) F. RITTER (CACTACEAE) À
NINHOS DE CUPIM (BLATTODEA: ISOPTERA: TERMITIDAE) AUMENTA A
PRODUÇÃO DE FRUTOS DOS CACTOS EM UMA ÁREA DE CAMPO RUPESTRE**

Diamantina

2020

Julya Pires Souza

**A ASSOCIAÇÃO DE *C. MINENSIS* (WERDERM) F. RITTER (CACTACEAE) À
NINHOS DE CUPIM (BLATTODEA: ISOPTERA: TERMITIDAE) AUMENTA A
PRODUÇÃO DE FRUTOS DOS CACTOS EM UMA ÁREA DE CAMPO RUPESTRE**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, como requisito para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Thiago Santos

Co-orientador: Prof. Dr. Carlos Victor Mendonça Filho

Diamantina

2020

Elaborado com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

S729a Souza, Julya Pires
A associação de *C. Minensis* (Werderm) F. Ritter (Cactaceae) à
ninhas de cupim (Blattodea:Isoptera:Termitidae) aumenta a produção
de frutos dos cactos em uma área de campo rupestre / Julya Pires Souza,
2021.
64 p. : il.

Orientador: Thiago Santos
Coorientador: Carlos Victor Mendonça Filho

Dissertação (Mestrado– Programa de Pós Graduação em Biologia
Animal) - Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri,
Diamantina, 2020 (Ano da Defesa).

1. Interação interespecífica. 2. Campo Rupestre. 3. Cactaceae. 4.
Isoptera. I. Santos, Thiago. II. Mendonça Filho, Carlos Victor. III.
Título. IV. Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri.

CDD 583.098151

Ficha Catalográfica – Sistema de Bibliotecas/UFVJM
Bibliotecária: Viviane Pedrosa – CRB6/2641



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DOS VALES DO JEQUITINHONHA E MUCURI

JULYA PIRES SOUZA

A associação de *C. minensis* (Werderm) F. Ritter (Cactaceae) à ninhos de cupim (Blattodea:Isoptera:Termitidae) aumenta a produção de frutos dos cactos em uma área de Campo Rupestre

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em **Biologia Animal** da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, **nível de Mestrado**, como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre(a) em Biologia Animal**.

Orientador: Prof. **Dr. Thiago Santos**

Co-orientador: Prof. **Dr. Carlos Victor Mendonça Filho**

Data de aprovação 27/08/2020.

Prof. Dr. Tiago Fernandes Carrijo - (UFABC)

Prof. Dr. André Rodrigo Rech - (UFVJM)

Prof. Thiago Santos - (UFVJM)



Documento assinado eletronicamente por **Thiago Santos, Servidor**, em 27/08/2020, às 15:19, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Andre Rodrigo Rech, Servidor**, em 27/08/2020, às 17:49, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Carlos Victor Mendonça Filho, Servidor**, em 27/08/2020, às 17:51, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

Documento assinado eletronicamente por **Tiago Fernandes Carrijo, Usuário Externo**, em 31/08/2020, às 12:43, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8](#)

06/11/2020

SEI/UFVJM - 0159868 - Pós-graduação: Folha de aprovação



[de outubro de 2015.](#)



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site

https://sei.ufvjm.edu.br/sei/controlador_externo.php?

[acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0](#), informando o código verificador **0159868** e o código CRC **B80CCD19**.

Referência: Processo nº 23086.008876/2020-59

SEI nº 0159868

Dedico aos Campos Rupestres, pela sua vastidão de incertezas...

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus orientadores Thiago e Carlos Victor, desde a graduação, por me proporcionarem a oportunidade de desenvolver essa linha de pesquisa. Começou sutil, diferente do que eu imaginava antes de ingressar na Universidade, mas eu me apaixonei. Vai ser muito difícil desapegar. Com vocês, professores, eu aprendi muito mais do que as salas de aula podem ensinar.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Agradeço a CAPES pelo fomento da bolsa e ao PPGBA pela oportunidade de estudo.

Agradeço aos meus colegas de LaBESE, por todos os momentos de trabalho, estudos, descontração e principalmente de comilança que fizemos nesse espaço. Essa é a melhor balbúrdia que podemos fazer pela Ciência. Em especial agradeço à Renatinha, a melhor técnica de laboratório que existe. Que me perdoem os outros técnicos do departamento, que também são excepcionais, mas faltam palavras para descrever todo o apoio, incentivo, carinho e atenção que você nos dá diariamente.

Um destaque especial vai à equipe do projeto, desde os primeiros integrantes em 2016, até a grande equipe que construímos em 2018. Renata, Phillipe, Gabi, Bel, Anna Clara e Bruna, sem você em campo esse projeto não teria se desenvolvido. E os campos?! Aaaah, os campos... É como dizem: “O que acontece em Vegas, fica em Vegas!” Pois bem, “O que acontecia nos nossos campos, ficou lá.” Que as plantas, animais e rochas guardem como recordação todos os momentos bons que vivemos juntos nessa maravilhosa paisagem.

Lauraceae, Laurasia, Laurensis, Laurasiatheria, e tantos outros apelidos, você merece um parágrafo único, porque você, mais do que ninguém, abraçou esse projeto junto comigo. Além dos campos, foram congressos, disciplinas, longos dias de laboratório, e claro, carnavais para descontrair. E não podemos deixar de falar das premiações que o nosso esforço nos proporcionou.

Aos meus amigos da vida e da universidade, obrigado por aguentarem as minhas chatices, choramingações e lametos. Sem vocês, Wadson, Ana Luiza, Sarah, Marina, Layane e Bia, esse mestrado teria sido chato. Vocês alegam meus dias.

Em último, e mais especial de todos, à minha família. Minha mãe Adenilde que sempre me apoiou, minha avó Isaura (*in memoriam*) que me protege sempre e à minha irmã Heloisa. E a todas as tias, tios, primos e primas, maridos e namorados, e tantos os outros pelo constante incentivo e orgulho.

À todos vocês o meu Obrigada!

“No meio do caminho tinha uma pedra, tinha uma pedra no meio do
caminho...”, já dizia o reverendíssimo poeta Carlos Drummond de
Andrade. Todas as pedras foram subidas e descidas inúmeras vezes e
cá estou eu.

RESUMO

Interações interespecíficas que mudam o *fitness* das espécies, são um dos fatores mais importantes que contribuem para a estrutura ecológica da comunidade e o funcionamento dos ecossistemas. Para compreender como a interação entre cupins/ninhos de cupim e uma espécie de cacto (observando como a planta cresce em um ninho) mudam a produção de estruturas reprodutivas da planta (indiretamente ligada com o *fitness* e suas interações com outras espécies como polinizadores e dispersores de sementes) e a fenologia em uma área de Campo Rupestre, esse estudo investigou: i) quais espécies de cupim habitam os ninhos associados aos cactos; ii) se a interação cacto-cupim muda a fenologia da planta e produção de estruturas reprodutivas; iii) se a interação ocorre ao acaso. Dados de fenologia e produção de frutos, flores e botões florais foram coletados de Junho de 2018 à Março de 2020 (semanalmente) em 62 indivíduos de *Cipocereus minensis* (31 crescendo sobre o cupinzeiro e 31 sobre o substrato rochoso/areia) em uma área de Campo Rupestre. Amostras de cupim dos 31 ninhos com cacto foram feitas. Para compreender se a associação ocorria ao acaso, todos os ninhos e *C. minensis* (e se eram associados ou não) foram contados em duas parcelas previamente marcadas. Nove espécies de cupim foram coletadas entre construtores e inquilinos (foram encontradas até três espécies por ninho). O substrato não afetou a fenologia do cacto, contudo, cactos que crescem sobre cupinzeiros aumentaram a produção de frutos em *C. minensis* em comparação com aqueles que crescem sobre o substrato rochoso/areia. Não há evidências indicando que a interação cacto-cupim não ocorre ao acaso. Contudo, esse estudo mostrou que a interação dos cactos à ninhos de cupim potencialmente aumenta o *fitness* da planta e pode resultar em mais recursos para a fauna do Campo Rupestre dependente.

Palavras-chave: Interação interespecífica; Campo Rupestre; Cactaceae; Isoptera.

ABSTRACT

Interspecific interactions changes species fitness, are one of the most important factors contributing to the ecological communities' structure and ecosystems functioning. To understand how the interaction between termites/termites nest and a cactus species (observed as a plant growing on a nest) changes the plant reproductive structures production (indirectly linked to its fitness and their interactions with other species such pollinators and seed dispersers) and phenology in a Campo Rupestre area, this study investigated: 1) what termites species inhabits the cactus associated nests; 2) whether the cactus/termite interaction changes the plant phenology and reproductive structures production ; 3) whether the interaction occurs by chance. Phenological and fruit, flower and flower bud production data were collected from June 2018 to March 2020 (weekly) from 62 *Cipocereus minensis* individuals (31 growing over termites' nests and 31 growing over rock/sand substrate) in a Campo Rupestre area. Termites samples from the 31 nests with cactus were taken. To understand whether the association occurred at chance, every termites' nests and *C. minensis* (and whether they are associated or not) were recorded in in two previously marked plots. Nine termite species were recorded amongst mound builders andinquilines (it was found up to three species per nest). The substrate didn't affect the cactus phenology, however, growing over termite nests increased the fruit production by *C. minensis* in comparison to those growing over sand/rock. There was no evidence indicating that the cactus/nest interaction doesn't occur by chance. Therefore, this study show that the interaction between the cactus and the termites potentially increases the plant fitness and may results in more resources to the Campo Rupestre fauna dependent.

Keywords: Interspecific interaction; Campo Rupestre; Cactaceae; Isoptera.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Paisagem de campo rupestre preservada dentro dos limites do campus JK da UFVM.....	32
Figura 2 – Mapa de localização, marcação e caracterização da área de estudos.....	32
Figura 3 – <i>Cipocereus minensis</i>	34
Figura 4 – Gráfico climático da distribuição das chuvas e temperatura média ao longo do período de estudos.....	40
Figura 5 – Gráficos circulares representando os picos de produção das fenofases, o ângulo médio (μ) e o comprimento do vetor (r) para os substratos cupinzeiro (preto) e rocha (vermelho).....	45

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Estrutura dos modelos lineares mistos generalizados ajustados.....	37
Tabela 2 – Resultados da estatística circular para fenologia e sazonalidade.....	44
Tabela 3 – Resultado do método de AIC.....	46
Tabela 4 – Resultados dos Modelos Lineares Mistos Generalizados.....	48

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	09
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	19
ARTIGO - A ASSOCIAÇÃO DE <i>C. MINENSIS</i> (WERDERM) F. RITTER (CACTACEAE) À NINHOS DE CUPIM (BLATTODEA: ISOPTERA: TERMITIDAE) AUMENTA A PRODUÇÃO DE FRUTOS DOS CACTOS EM UMA ÁREA DE CAMPO RUPESTRE	
RESUMO.....	27
INTRODUÇÃO.....	28
MATERIAIS E MÉTODOS.....	30
ÁREA DE ESTUDOS.....	30
ESPÉCIES ESTUDADAS.....	31
COLETA DE DADOS.....	33
DESCRIÇÃO DA ÁREA DE CONTAGEM.....	34
ANÁLISES.....	35
RESULTADOS.....	39
DISCUSSÃO.....	49
REFERÊNCIAS.....	56

NOTA DE ESCLARECIMENTO

Esse trabalho encontrasse formatado já seguindo as normas e resoluções para posterior submissão na revista *Plos One* quando finalizado. A estrutura do texto, tabelas e imagens, a formatação das tabelas, figuras, legendas e referências, e o fato de algumas figuras e tabelas já se encontrarem em língua inglesa se deve a esse fato.

INTRODUÇÃO GERAL

Interações interespecíficas, entre diferentes pares de espécies, acontecem na natureza, apresentando resultado positivo, negativo ou mesmo neutro, como consequência em um sistema de custo-benefício, totalmente dependente do ganho ou da perda de sucesso reprodutivo (*fitness*) para a população ou espécie nesse processo [1,2]. Características como idade, tamanho, história de vida, morfologia, fisiologia, entre outras, podem interferir fazendo com que as mesmas espécies interajam de maneiras diferentes em variações espaço-temporais, ou tenham proporções assimétricas em seus retornos [1–3]. Ainda, essas interações podem ocorrer entre mais pares, de modo que os resultados de um par podem interferir nos processos e resultados dos outros pares [2,4]. São essas estreitas associações entre pares de espécies que têm papel chave na estruturação de uma comunidade biológica e no funcionamento de um ecossistema, pois é por meio dessas que ocorre fluxo de energia e ciclagem de matéria entre os níveis tróficos e cadeias de decomposição [5].

A plasticidade em uma interação pode ser considerável, dependendo dos fatores bióticos e abióticos locais, bem como de outras variações que possam interferir [1,6]. Esses diversos fatores, presentes de forma característica em ambientes tropicais, sendo muitos deles sazonais, influenciam no *fitness* de cada espécie e, como consequência, toda a comunidade pode ser afetada [7–10].

Em se tratando das interações entre insetos e plantas, muito se conhece sobre a herbivoria, polinização, dispersão, entre outras. Para os insetos sociais, além da polinização efetuada por abelhas e vespas, muitos estudos são voltados para as formigas, como por exemplo, a mirmecofilia [11,12]. No entanto, em se tratando de cupins associados a plantas foram encontrados apenas seis trabalhos. Dois deles foram os únicos estudos entre cactos e cupins, desenvolvidos na Caatinga por Bezerra-Gusmão [13] e Silva et al [14], em que colônias de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae: Nasutitermitinae) consomem os tecidos vegetais de *Pilosocereus gounellei* (Cactaceae), ou se aproveitam dessa e de outras espécies de cactos (*Pilosocereus pachycladus*, *Cereus jamacaru*, *Tacinga palmadora* e *Tacinga inamoena*) para se nidificarem, provavelmente porque no período chuvoso eles tem uma maior disponibilidade de recursos.

Os outros quatro estudos mostram uma interação positiva-neutra ou neutra-neutra entre a planta e o cupim. Thorne, Haverty e Bezing [15], abordaram a associação entre *Nasutitermes acajutlae* (Termitidae: Nasutitermitinae) e *Tillandsia utriculata* (Bromeliaceae), na Ilha Guana

(Ilhas Virgens Britânicas) – Caribe, em que os cupins constroem as galerias de forrageio em sentido ao sistema radicular ou acima do eixo das folhas, onde há acúmulo de água. Esse item que muitas vezes é escasso, devido ao tipo de vegetação xerofítica e o solo poroso da região, pode estar sendo aproveitado, porque os operários de *Nasutitermes*, em terras áridas, dependem de umidade para mastigar e manipular o material usado para a construção de túneis. Outro estudo, desenvolvido por Waldemar e Irgang [16] no Rio Grande do Sul, também estudou os efeitos da associação bromélia-cupim, entre as espécies *Dyckia maritima* (Bromeliaceae) e *Cortaritermes silvestrii* (Termitidae: Nasutitermitinae), chamado de mutualismo facultativo. Foi observado que as bromélias cresciam em solos litólicos sobre uma camada de musgo, onde também continham cupinzeiros. Nenhum dos ninhos foi encontrado sem bromélias associadas, no entanto, as bromélias foram encontradas fora dos cupinzeiros, sugerindo que as bromélias se estabelecem primeiro (causa) e posteriormente os cupinzeiros (consequência), já que é mais provável que o comportamento auto-organizado dos cupins promovam o seu deslocamento e colonização em áreas mais benéficas, do que as sementes que são dispersas pelo vento atinjam cupinzeiros (muitas vezes bem maciços) e se estabeleçam e desenvolvam neles.

Segundo Flores-Palacios e Ortiz-Pulido [17], orquídeas das espécies *Brassavola nodosa* e *Myrmecophila grandiflora* (Orchidaceae), em Veracruz - México, crescem em galerias de forrageio de *Nasutitermes nigriceps* (Termitidae: Nasutitermitinae). Para ambas as espécies de orquídea, foi verificado um maior estabelecimento de plantas juvenis em galerias do que na casca das árvores. Já no estudo desenvolvido por Figueira [18], em áreas de campo rupestre na Serra do Cipó – Minas Gerais, foi observado que a sempre-viva *Paepalanthus bromelioides* (Eriocaulaceae) é encontrada com bastante frequência crescendo sobre montículos de terra cilíndricos, contendo a presença de cupins. Nestes, foi possível coletar, com certa frequência, cupins dos gêneros *Nasutitermes*, seguido por *Velocitermes*. Os gêneros *Spinitermes* e *Amiterms* foram coletados ocasionalmente. É notória a diferença entre esses montículos, considerados também como cupinzeiros (e.g. terra mais compacta, com poucas galerias internas, etc.), e os ninhos isolados de *Nasutitermes* e *Velocitermes* (e.g. presença de mais indivíduos, mais galerias internas, menos compactação, etc.). Verificou-se que os cupins se alimentavam das folhas, raízes e caules secos na base das rosetas da sempre-viva, porém não consumiam a parte viva da planta.

Apesar de estudos como esses, citados anteriormente, ainda não terem resultados muito claros sobre os benefícios diretos que a planta obtém ao se associar ou se enraizar aos ninhos de cupim, e da dificuldade de determinar quem se estabelece a quem, nos campos rupestres do

Planalto de Diamantina essa é uma observação comum. Vale destacar que em ambientes como os campos rupestres, em que os solos são pobres em nutrientes, a incidência de radiação solar é alta, a água é restrita e muitas vezes o alimento é escasso, a busca por condições e recursos está diretamente ligada com a adaptabilidade que tem sido desenvolvida pelos indivíduos de cada espécie [19]. Por exemplo, a vegetação desses espaços evoluiu mantida pelas condições edáficas e climáticas, pela frequência de incêndios e, possivelmente, pela herbivoria. Para sobreviver aos fortes filtros dessas áreas hostis, muitas espécies de plantas, principalmente as ervas, gramíneas e arbustos, desenvolveram uma variedade de características morfológicas, anatômicas, fisiológicas, relações tróficas e simbióticas, e comportamentos fenológicos específicos [20,21].

O monitoramento de eventos biológicos repetidos (fenologia) e suas relações com os fatores ambientais são importantes para entender como funciona a dinâmica de uma população e o funcionamento de uma comunidade. O estudo da fenologia é uma ótima ferramenta para compreender fatores que influenciam a reprodução e sobrevivência da espécie, como os efeitos da sazonalidade e variações interanuais climáticas, estratégias de crescimento e regeneração, entre outros, bem como compreender como é a adaptabilidade a esses diferentes fatores, sejam eles bióticos ou abióticos [7–10].

Na fenologia reprodutiva, por exemplo, as variações no tempo, duração e abundância dos eventos recorrentes do ciclo de vida podem ser definitivos nos processos regulatórios das espécies [7,8,10,22–25]. Nos trópicos, os padrões fenológicos reprodutivos seguem padrões irregulares o que torna ainda mais complexo esse tipo de estudo [26,27]. Espécies do Cerrado por exemplo, apresentam periódicas variações na floração e frutificação, relacionadas a adaptação aos fatores bióticos e abióticos [9,28].

Nas plantas, os padrões fenológicos temporais das fenofases que elas apresentam tem implicações importantes na sua biologia e ecologia [7,29]. As fenofases, cada estágio de desenvolvimento da estrutura reprodutiva, são monitoradas, geralmente relacionados a floração e frutificação, e quantificadas para acompanhar como são os padrões fenológicos em diversos aspectos como por exemplo, quando ele ocorre, qual o tempo de duração, qual o horário de abertura e fechamento da flor, quem são os visitantes florais e polinizadores, entre outros. Esses aspectos estão diretamente relacionados como a disponibilidade de recursos para a comunidade, como os seus polinizadores e dispersores de sementes, e consequentemente, para o seu sucesso

reprodutivo [7,10,29]. Já os picos fenológicos são os picos que ocorrem de modo mais intenso em um dado período, para determinada fenofase daquela espécie ou população [22,30,31].

Especialmente nos cactos, planta típica de ambiente secos, os estudos com padrões fenológicos têm demonstrados que as flutuações na temperatura e precipitação afetam o tempo e a intensidade da reprodução [22,31]. Petit [31], Quirino [32], Cruz e Pavón [33] e Gomes et al [29], por exemplo, apontam que a atividade reprodutiva de muitas espécies de cactáceas pode ocorrer independente da precipitação, sendo assim considerados recursos chave em períodos de escassez de alimento [7], especialmente frutos, em ambientes áridos como acontece na Caatinga, por exemplo. As flores e frutos também tem papel importante na manutenção dessa comunidade por causa das altas concentrações de água no néctar e polpa.

Por outro lado, o estudo desenvolvido por Rojas-Sandoval e Meléndez-Ackerman [22] aponta que, para cactos colunares, os determinantes da atividade reprodutiva de floração são as interações de sinais endógenos do desenvolvimento junto com sinais ambientais, como um fator abiótico primário (precipitação ou temperatura), seguido de fatores secundários (eg. duração do dia, capacidade de alocar recursos, nutrientes disponíveis no solo e nesse caso podemos considerar também os ninhos de cupim como um substrato que uma planta pode crescer). Aponta ainda, que podem existir três principais estratégias reprodutivas: i) a produção de botões e flores é controlada principalmente pela chuva [31,34,35]; ii) a produção de flores e frutos é controlada principalmente pela temperatura [36,37]; iii) a produção de botões e flores é controlada por diferentes fatores, como a temperatura controlando os botões e a chuva as flores [22].

Apesar desses apontamentos e comparações, é importante destacar que muitos dessas conclusões foram obtidas em estudos na América Central e do Norte, pois estudos com biologia reprodutiva e fenologia de cactos no Hemisfério Sul ainda são escassos [36,38]. Ainda, poucos trabalhos com biologia reprodutiva e fenologia já foram desenvolvidos com espécies de cactáceas em ambientes de campo rupestre [7,39–41].

Os campos rupestres são áreas que ocorrem acima de 900 m de altitude, compostas por afloramentos rochosos de quartzito, arenito e minério de ferro, sendo suas rochas de origem pré-cambriana, remodeladas por movimentos tectônicos a partir do Paleógeno [42]. Estudos mais recentes, como os desenvolvidos por Alves et al [43] e Silveira et al [44], tem dividido esses ambientes em duas classificações, os Campos Rupestres *stricto sensu* e *sensu lato*. O Campo Rupestre *stricto sensu* é um complexo de vegetação azonal endêmico do Brasil que

forma um mosaico de arquipélagos de topos rochosos, inseridos em uma matriz de vegetação zonal principalmente nas vegetações dos domínios Cerrado e Caatinga. Estão, geralmente, inseridos em altitudes de 900 m à mais de 2.000 m a.s.l. Por sua vez, o Campo Rupestre *sensu lato*, pertencente à Cadeia do Espinhaço, cordilheira de formações montanhosa que se estende de Minas Gerais à Bahia, é um mosaico de vegetação herbáceo-arbustiva montanhosa, propensa a incêndios, inserida em geologia com afloramentos rochosos de quartzito, arenito ou ferruginoso (canga), juntamente com areia, padarias pedregosas e encharcadas.

Estima-se que a área do campo rupestre é de, aproximadamente, 66.500 km², o que corresponde à 0,78% do território nacional [19,44]. O relevo montanhoso acidentado, forma um complexo de vegetação antigo, composto por uma vasta diversidade de espécies por meio de especialização em nichos. Predominam espécies herbáceo-arbustiva que combinados com as variações complexa de substratos, relevo, inclinação, microclima, altitude e condições edáficas, formam vegetações com um caráter de mosaico, que ora são campos abertos de gramíneas e outras ervas, ou ora são habitats com adensamento de arbustos e pequenas árvores, com ou sem a presença de afloramentos rochosos [42,45]. Zappi e colaboradores [46], destacam que ao longo da Cadeia do Espinhaço, por exemplo, os diferentes tipos de vegetações encontradas são florestas e savanas em áreas mais baixas e ao longo do leito dos rios, enquanto que trechos de campos rupestres são encontrados em locais mais expostos nos topos de montanhas. Em levantamento que vem sendo desenvolvido pela BFG [47], estima-se que a flora dos campos rupestres possui cerca de 5000 espécies de plantas vasculares nativas brasileiras, pertencentes a 134 famílias e 753 gêneros [44]. Dessas, cerca de 2000 espécies são endêmicas, o que corresponde à 40% da sua vegetação total e a aproximadamente 15% da vegetação nativa brasileira em uma área que corresponde a menos de 1% do território do país [44,48].

Os campos rupestres estão associados principalmente à quartzitos e arenitos pré-cambrianos. No entanto, há importantes áreas com litologias contrastantes, onde estão presentes as rochas muito resistentes em caráter físico e químico, como granitos, gnais, xistos, sienitos, metapelitos e itabiritos [45]. Na Cadeia do Espinhaço, a paisagem gerada pelo entalhamento das rochas é predominantemente quartzítica, com a formação de elevações e espigões de formas diversas [49]. A maioria das rochas são compostas por metarenitos, que proporcionam aos campos rupestres solos predominantemente arenosos, rasos por causa do intemperismo químico, e com baixa retenção de água [44,50,51]. Esses solos, quando desenvolvidos em quartzito e arenito, são geralmente areias brancas rasas sobre a rocha original e com baixa capacidade de retenção de água. Eles são ácidos, com alta saturação de alumínio (Al) e com

níveis notavelmente baixos de potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), cátions totais permutáveis e, em particular, fósforo disponível na planta (P). Já os solos desenvolvidos em rochas ferruginosas, apesar de também serem rasos e ácidos e com baixa capacidade de retenção de água, exibem concentrações mais baixas de Al trocável e maiores concentrações de ferro (Fe) e manganês (Mn) [44,45].

O Planalto de Diamantina, área de campo rupestre pertencente ao Espinhaço Meridional, estado de Minas Gerais, compõe-se de áreas montanhosas compostas por afloramentos rochosos, entremeados por rochas nuas, de predominância quartzítica, com solos arenosos, rasos e pobres em nutrientes [52,53]. Seguindo a classificação de Köppen [54], o clima da região é do tipo *Cwb*, mesotérmico, com verões quentes e chuvosos (outubro a março) e invernos frios e secos (abril a setembro). A precipitação anual acumulada é de 1250mm à 1450mm (Normal Climatológica 1981-2010, INMET), com distribuição subanual das chuvas, alternando entre um ano muito chuvoso, acima da média, e outro próximo ou abaixo da média da normal climatológica (dados não publicados). A temperatura média anual é de 18.7°C, sendo julho o mês mais frio com temperatura média de 15.7°C e janeiro o mais quente com temperatura média de 20.6°C (Normal Climatológica 1981-2010, INMET) [54,55].

A família Cactaceae possui 128 gêneros e aproximadamente 1450 espécies [29,56,57]. No Brasil ocorrem cerca de 39 gêneros e 261 espécies de cactáceas, sendo 14 gêneros e 188 espécies endêmicas. Vale destacar que a maioria dessas se encontra sob algum tipo de ameaça [Cactaceae in [47,57,58]]. *Cipocereus minensis*, popularmente conhecida como Quiabo-da-lapa, pertence à subfamília Cactoideae e à tribo Cereeae, é endêmica da porção Meridional do Espinhaço, ocorrendo sob afloramentos rochosos dos campos rupestres, distribuída entre as cidades de Cocais à Grão Mogol, Minas Gerais. O Planalto de Diamantina, Minas Gerais, é uma das principais áreas de distribuição do Quiabo-da-lapa, que além de grande importância ecológica, tem implicações culturais para a população local de Diamantina e região, pois tradicionalmente as pessoas consomem os frutos e também utilizam os ramos em pratos regionais [40,59].

C. minensis apresenta-se como uma planta arbustiva, colunar, com 0.4 a 2.0 m de altura, frequentemente ramificado. Os ramos, suculentos e de coloração verde, possuem diâmetros que variam de 2.0 a 4.75 cm, contêm de 13 a 18 costelas obtusas, cilindro vascular levemente lenhoso. Apresentam tecidos rígidos, mucilaginosos, epiderme verde e ramos constrictos, com

aréolas de 2.24 a 3.46 mm de diâmetro, e 10 a 15 espinhos retos, radiais, cinzas, com 1.2 a 16.0 mm de comprimento [40].

As flores são brancas, laterais ou subapicais, e tubulosas. Os frutos são bagas, ovoides a globosos, apresentando coloração azulada e costelas ao longo do epicarpo quando imaturos, e em estágios mais avançados de maturação encontram-se com coloração esverdeada e presença de costelas apenas no ápice do fruto quando maduros, bem como consistência mais tenra. O período entre o surgimento de botões florais e a antese é, em média, de 15 dias e os frutos amadurecem, em média, com 35 dias, com ciclos durando, em média, 50 dias. No processo de conversão de botões iniciais em frutos, tem-se uma perda, de modo que botões e flores podem cair, serem predados ou abortarem, além de frutos serem predados ou caírem antes mesmo de amadurecer [40].

Apresenta um ritmo sazonal, subanual de floração e frutificação, com picos de floração na estação seca e de frutificação na úmida, de intensidades diferentes em anos consecutivos, associadas provavelmente a oscilações de temperatura e precipitação [38,40]. O monitoramento fenológico supra-anual é a única referência mais aprofundada com cactáceas na região [38,40,58,59]. Martins et al [38], em seu estudo desenvolvido com duas populações (uma em Diamantina - MG e outra no Parque Estadual do Rio Preto - MG) de *C. minensis*, mostraram que a antese se inicia no crepúsculo, mas com um atraso de aproximadamente duas horas do início da antese das flores, entre populações, encerrando a antese para ambas as populações por volta das onze horas da manhã. Ainda, avaliado somente para a população de Diamantina, foi possível identificar uma alta diversidade de visitantes florais como morcegos, beija-flores, abelhas e besouro, detalhando o importante papel dessa planta para a comunidade animal.

A presença de raízes não tuberosas, a forma de vida arbustiva, bem como a flexibilidade dos seus ramos, tornou *C. minensis* uma espécie que habita substratos rupícolas, capaz de se estabelecerem em serras com camadas finas de solos, fendas das rochas ou associada a ninhos de cupim (cupinzeiros ou montículos) [40].

Cupins são insetos eussociais, pertencentes à ordem Blattaria e infraordem Isoptera, com ampla distribuição geográfica e grande sucesso ecológico [60,61]. Apesar de terem comportamento social que se assemelha ao das abelhas e formigas, são popularmente conhecidos como Baratas Sociais por causa da proximidade filogenética que possuem [60,61]. Segundo levantamento feito até meados de 2013, eram conhecidas cerca de 3150 espécies, classificadas em nove famílias. Para o território brasileiro, estimava-se que haviam 330

espécies, distribuídas em quatro famílias: Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae [60,62,63]. A todo momento novos trabalhos têm sido publicados com novas espécies descritas, sendo o número atual de 3176 espécies catalogadas, distribuídas em 365 gêneros [64].

Os cupins constituem colônias com divisão de trabalho, sobreposição de gerações e cuidado com a prole de forma cooperativa. Eles, na maioria das espécies, são divididos morfológica e funcionalmente em três castas distintas: soldados, operários e reprodutores, podendo algumas castas serem ausentes em alguns gêneros ou mesmo famílias. Os soldados são responsáveis pela defesa da colônia, os operários cuidam da manutenção, forrageio e alimentação, e dos juvenis, enquanto os reprodutores, geralmente um casal (rainha e rei) se responsabilizam pela reprodução [60,62,63,65–67].

Quanto à alimentação, apresentam uma dieta ampla que varia desde madeira, plantas herbáceas, gramíneas, serapilheira, matéria orgânica presente no solo, restos de carcaça de animais e de ninhos de outras espécies, líquens e fungos [62,66]. Podem ser classificados como: Xilófagos, trituradores de madeira íntegra; Intermediários, consumidores de matéria orgânica em decomposição; Geófagos ou Humívoros, por se alimentarem da matéria orgânica do solo; Ceifadores, que se alimentam da serapilheira coletada e armazenada no ninho; Especialistas, com alimentação especializada em líquens e raízes de plantas; e Cultivadores de fungos, classificação aplicada à Macrotermitinae, por cultivarem colônias de fungos dentro dos ninhos [62,68].

Devido à essa ampla diversidade alimentícia, os cupins muitas vezes são classificados como animais decompositores, sendo considerados como um dos principais agentes pontuais para a formação de manchas nutricionais influenciando na estrutura física e função biológica do solo no ambiente que habitam [69–71]. Estima-se que eles possam estar ligados a decomposição de mais de 50% dos resíduos orgânicos de origem vegetal produzidos na região dos trópicos [72,73].

Conhecidos como os principais animais detritívoros da fauna de ambientes tropicais e chamados de engenheiros de ecossistemas, os cupins são capazes de modificar as propriedades do solo, por meio de translocação, seleção ou ingestão de matéria orgânica e inorgânica presentes, horizontal e verticalmente. Através de processos como a ciclagem de nutrientes, que eles promovem no processo de decomposição da matéria, solos mais heterogêneos se formam. As chamadas “ilhas de fertilidade”, manchas muito ricas em nutrientes que surgem, podem

proporcionar alto impacto positivo na vegetação (cadeia de produção primária) e em toda a comunidade ao seu redor [61,70,74–76]. Nesse processo de ciclagem, as colônias intermediam os ciclos de Carbono (C), Nitrogênio (N), Fósforo (P) e Potássio (K), além de proporcionar uma maior fixação de Carbono e Nitrogênio, aumentar a porosidade, a densidade, a aeração e a infiltração de água no solo [77–79].

Os cupinzeiros, ninhos onde as colônias habitam, surgiram para comportar os reprodutores com toda a sua prole, garantindo a proteção e regulação de umidade e temperatura em seu interior por meio do controle da passagem de ar, além do controle de gases dentro do ninho [80–82]. Podem variar quando à matéria-prima utilizada em sua composição, ao formato, posição e ao seu tamanho [83], e podem ser classificados de acordo com o seu local da construção, o modo de confecção e o tipo do material empregado em sua estruturação [62].

Quanto à localização, os ninhos podem ser: epígeos, iniciados normalmente no subsolo, com posterior surgimento de uma porção aérea; hipógeos ou subterrâneos, apresentando uma estrutura completamente no interior do solo; ou arborícolas, ninhos construídos sobre árvores e sem contato direto com a superfície do solo [80,82].

Em termos de material empregado, observa-se a presença de solo, material fecal e saliva, sendo que a predominância destes materiais influencia na fisionomia e consistência da estrutura do ninho. Algumas espécies constroem ninhos rígidos e de difícil ruptura, como em *Cornitermes cumulans* (Termitidae: Syntermitinae), enquanto que outros podem construir ninhos mais frágeis, com material constituído apenas de fezes que lembra papelão, conhecidos como cartonados, e comumente pertencente ao gênero *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) [62,80,82].

No que se refere ao modo de construção, os ninhos podem ser classificados como: *one-piece nests* (ninho de peça única), em que a colônia vive confinada no interior da sua fonte de alimento e possui túneis escavados sem revestimento; ninho intermediário, iniciado em uma peça de madeira, porém os operários saem para forragear e podem se instalar em uma nova porção de madeira; ninho separado, ao qual o ninho é construído por material encontrado no ambiente e por fezes; e por fim os inquilinos, espécies que habitam ninhos de outras espécies de cupins em uma interação conhecida como inquilinismo [62,80,82,84].

Os ninhos também possuem papel importante na manutenção de condições microclimáticas mais adequadas, como proteção ao excesso de calor, frio, seca ou umidade,

porque indivíduos, principalmente os juvenis, tendem a ser mais sensíveis à exposição a elas. Ao se fechar as paredes do ninho, por exemplo, mantém-se a umidade interna, assim como isola-se os predadores externos[82]. Com essas necessidades, os cupins desenvolveram vários tipos de controle do microclima em seus ninhos, de acordo com o ambiente ao qual eles se expõem [70,82,85]. Mecanismos como escavação de galerias de forrageio em sentido ao solo mais úmido ou forrageio noturno quando a umidade relativa é maior, obtenção de umidade através dos fungos presentes na madeira ou cultivados, a capacidade de trocas gasosas por difusão direta com o ar ambiente, em ninhos epígeos, ou a capacidade de manter temperaturas estáveis e com a umidade do ar intersticial dos solos em ninhos subterrâneos, são algumas das estratégias utilizadas [61,82,85].

A compreensão dos processos biológicos existentes na natureza, em áreas como os campos rupestres que são muito ricos em biodiversidade, é muito importante, apesar de pouco conhecida [19]. Apesar dos importantes estudos desenvolvidos em todo o mundo com os cupins, bem como estudos com cactáceas e sua fenologia, pouco se conhece dos cupins e dos cactos dos campos rupestres, e dos seus processos biológicos que ocorrem nesses ambientes. Por fim, a diversidade dos campos rupestres em termos de fauna, microrganismos e fungos, e demais aspectos ainda precisam ser melhor investigados, já que há altos níveis de endemismo de espécies com distribuição restrita, mas também altos níveis de ameaça [20,86]. Essa é uma área prioritária para conservação que necessita do desenvolvimento de planos de estudos multidisciplinares estratégicos, bem como planos de ação para conservação para garantir seu funcionamento e manter a sua biodiversidade [87].

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Thompson JN. Variation in interspecific interactions. *Annu Rev Ecol Syst.* 1988;19: 65–87. doi:10.1146/annurev.es.19.110188.000433
2. Rico-Gray V. Interspecific Interaction. *Encycl Life Sci.* 2001; 1–6.
3. Thompson JN, Fernandez CC. Temporal dynamics of antagonism and mutualism in a geographically variable plant-insect interaction. *Ecology.* 2006;87: 103–112.
4. Stadler B, Dixon AFG. Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2005;36: 345–372. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531
5. Begon M, Townsend CR, Harper JL. *Ecologia: De indivíduos a ecossistemas.* 2009.
6. Forsman JT, Seppänen J-T, Mönkkönen M. Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci.* 2002;269: 1619–1623. doi:10.1098/rspb.2002.2065
7. Fonseca RBS, Funch LS, Borba EL. Reproductive phenology of *Melocactus* (Cactaceae) species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Rev Bras Botânica.* 2008;31: 237–244.
8. D’Eça-Neves FF, Morellato LPC. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos. *Acta Bot Brasilica.* 2004;18: 99–108.
9. Batalha MA, Martins FR. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Aust J Bot.* 2004;52: 149–161. doi:10.1071/BT03098
10. Lieth H. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. In: Lieth H, editor. *Phenology and seasonality modeling.* 1974. pp. 3–19.
11. Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC. *Biologia da Polinização.* 1 ed. Projeto Cultural; 2014.
12. Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM. *Ecologia das Interações Plantas-Animais: Uma Abordagem Ecológico-Evolutiva.* Rio de Janeiro: Technical Books; 2012.
13. Bezerra-Gusmão MA. História Natural de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) (Isoptera:Termitidae) em uma área de Caatinga do Cariri Paraibano, no nordeste do Brasil. Universidade Federal da Paraíba. 2008.
14. Silva F de A da, Fernandes HF, Silva GMB da, Costa D de A, Christoffersen ML, Silva V da, et al. Association between *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) (Isoptera: Termitidae) with *Pilosocereus gounellei* (Weber ex Schum) Byles & Rowley

- (Cactaceae) at the Northeastern Brazil. *Rev Bras Gestão Ambient e Sustentabilidade*. 2017;4: 289–297. doi:10.21438/rbgas.040804
15. Thorne BL, Haverty MI, Benzing DH. Associations Between Termites and Bromeliads in Two Dry Tropical Habitats. *Biotropica*. 1996;28: 781–785. Available: <https://www.jstor.org/stable/2389067>
 16. Waldemar CC, Irgang BE. A ocorrência do mutualismo facultativo entre *Dyckia maritima* Backer (Bromeliaceae) e o cupim *Cortaritermes silvestrii* (Holmgren), Nasutitermitinae, em afloramentos rochosos no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS. *Acta Bot Brasilica*. 2003;17: 37–48. doi:10.1590/S0102-33062003000100004
 17. Flores-Palacios A, Ortiz-Pulido R. Epiphyte orchid establishment on termite carton trails. *Biotropica*. 2005;37: 457–461. doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00060.x
 18. Figueira JEC. Associação entre *Paepalanthus bromelioides* Silv. (Eriocaulaceae), aranhas e térmitas. Universidade Estadual de Campinas. 1989.
 19. Fernandes GW, Barbosa NPU, Negreiros D, Paglia AP. Challenges for the conservation of vanishing megadiverse rupestrian grasslands. *Nat Conserv - Brazilian J Nat Conserv*. 2014; 1–5. doi:10.1016/j.ncon.2014.08.003
 20. Fernandes GW. The Megadiverse Rupestrian Grassland. In: Fernandes GW, editor. *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing; 2016. pp. 3–14. doi:10.1007/978-3-319-29808-5
 21. Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes GW, Rennó HC. CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecol*. 2014;215: 379–388. doi:10.1007/s11258-014-0302-6
 22. Rojas-Sandoval J, Meléndez-Ackerman E. Reproductive phenology of the Caribbean cactus *Harrisia portoricensis* : rainfall and temperature associations. *Botany*. 2011;89: 861–871. doi:10.1139/b11-072
 23. Belo RM, Negreiros D, Fernandes GW, Silveira FAO, Ranieri BD, Morellato PC. Fenologia reprodutiva e vegetativa de arbustos endêmicos de campo rupestre na Serra do Cipó, Sudeste do Brasil. *Rodriguesia*. 2013;64: 817–828. doi:10.1590/s2175-78602013000400011
 24. Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC, Zipparro VB. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees : A Comparative Study. *BioOne - Biotropica*. 2000;32: 811–823.
 25. Zhao M, Peng C, Xiang W, Deng X, Tian D, Zhou X, et al. Plant phenological

- modeling and its application in global climate change research: Overview and future challenges. *Environ Rev.* 2013;21: 1–14. doi:10.1139/er-2012-0036
26. Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica.* 1994;26: 141–159.
 27. Morellato LPC, Joly CA, Rodrigues RR. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Rev Bras Biol.* 1990; 85–98.
 28. van Schaik C, Terborgh J, Wright S. The Phenology of Tropical Forests : Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers Author (s): Carel P . van Schaik , John W . Terborgh , S . Joseph Wright Source : Annual Review of Ecology and Systematics , Vol . 24 (1993), pp . 353-377. *Annu Rev Ecol Syst.* 1993;24: 353–377.
 29. Gomes VGN, Valiente-banuet A, Araujo AC. Reproductive phenology of cacti species in the Brazilian Chaco. *J Arid Environ.* 2019;161: 85–93. doi:10.1016/j.jaridenv.2018.11.001
 30. Bencke CSC, Morellato LPC. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Rev Bras Botânica.* 2002;25: 269–275.
 31. Petit S. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *J Arid Environ.* 2001;49: 521–531. doi:10.1006/jare.2001.0801
 32. Quirino ZGM. Fenologia, Síndromes de Polinização e Dispersão de Recursos Florais de Uma Comunidade de Caatinga no Cariri Paraibano. Universidade Federal do Pernambuco. 2006.
 33. Cruz PE, Pavón NP. Reproductive phenology of *Isolatocereus dumortieri* (Cactaceae) in semiarid scrub in central Mexico : Effect of rain during the dry season. *J Arid Environ.* 2013;92: 53–58. doi:10.1016/j.jaridenv.2012.12.004
 34. Bowers JE. Environmental determinans of flowering date in the columnar cactus *Carnegiea gigantea* in the Northern Sonoran Desert. *Madroño.* 1996;43: 69–84. doi:10.2307/41425119
 35. Ruiz A, Santos M, Cavelier J, Soriano PJ. Estudio Fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica.* 2000;32: 397–407. doi:10.1646/0006-3606(2000)032[0397:efdcee]2.0.co;2
 36. Munguía-Rosas MA, Sosa VJ. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae,

- tribe Cereeae): a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecol.* 2010;211: 191–201. doi:10.1007/s11258-010-9784-z
37. Bustamante E, Búrquez A. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Ann Bot.* 2008;102: 1019–1030. doi:10.1093/aob/mcn194
 38. Martins C, Oliveira R, Filho CVM, Lopes LT, Silveira RA, de Silva JAP, et al. Reproductive biology of *Cipocereus minensis* (Cactaceae)— A columnar cactus endemic to rupestrian fields of a Neotropical savannah. *Flora.* 2016;218: 62–67. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2015.11.01
 39. Rego JO, Franceschinelli EV, Zappi DC. Reproductive biology of a highly endemic species: *Cipocereus laniflorus* N.P. Taylor & Zappi (Cactaceae). *Acta Bot Brasilica.* 2012;26: 243–250. doi:10.1590/s0102-33062012000100023
 40. Lopes LT. FENOLOGIA, BIOLOGIA REPRODUTIVA, GERMINAÇÃO E DESENVOLVIMENTO INICIAL DE *Cipocereus minensis* subsp. *leiocarpus* N. P. Taylor & Zappi (Cactaceae) NO PLANALTO DE DIAMANTINA-MG. Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri. 2012.
 41. Colaço MAS, Fonseca RBS, Lambert SM, Costa CBN, Machado CG, Borba EL. Biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil. *Rev Bras Botânica.* 2006;29: 239–249.
 42. Vasconcelos MF de. O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do leste do Brasil? *Rev Bras Bot.* 2011;34: 241–246. doi:10.1590/s0100-84042011000200012
 43. Alves R, Silva N, Oliveira J, Medeiros D. Circumscribing campo rupestre – megadiverse Brazilian rocky montane savanas. *Brazilian J Biol.* 2014;74: 355–362. doi:10.1590/1519-6984.23212
 44. Silveira FAO, Negreiros D, Barbosa NPU, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, et al. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil.* 2016;403: 129–152. doi:10.1007/s11104-015-2637-8
 45. Schaefer CE, Côrrea GR, Cândido HG, Arruda DM, Nunes JA, Araujo RW, et al. The Physical Environment of Rupestrian Grassland (Campo Rupestre) in Brazil: Geological, Geomorphological and Pedological Characteristics, and Interplays. In:

- Fernandes GW, editor. Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil. Springer International Publishing; 2016. pp. 15–54.
46. Zappi DC, Moro MF, Meagher TR, Lughadha EN. Plant Biodiversity Drivers in Brazilian Campos Rupestres: Insights from Phylogenetic Structure. *Front Plant Sci.* 2017;8: 1–15. doi:10.3389/fpls.2017.02141
 47. BFG BFG, Zappi DC, Filardi FLR, Leitman P, Souza VC, Walter BMT, et al. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia.* 2015;66: 1085–1113. doi:10.1590/2175-7860201566411
 48. Colli-Silva M, Vasconcelos TNC, Pirani JR. Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. *J Biogeogr.* 2019;46: 1723–1733. doi:10.1111/jbi.13585
 49. Gontijo BM. Uma geografia para a Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade.* 2008;4: 7–14.
 50. Neves S de C, Almeida-Abreu PA, Fraga LMS. Fisiografia. In: Silva AC, Pedreira LCVSF, Almeida-Abreu PA, editors. *Serra do Espinhaço Meridional: Paisagens e Ambientes.* Belo Horizonte: O Lutador; 2005. p. 272.
 51. Silva AC. Solos. In: Silva AC, Pedreira LCVSF, Almeida-Abreu PA, editors. *Serra do Espinhaço Meridional: Paisagens e Ambientes.* Belo Horizonte: O Lutador; 2005. p. 272.
 52. Saadi A. A Geomorfologia Da Serra Do Espinhaço Em Minas Gerais E De Suas Margens. *Geonomos.* 1995. doi:10.18285/geonomos.v3i1.215
 53. Almeida-Abreu PA, Fraga LMS, Neves S de C. Geologia. In: Silva AC, Pedreira LCVSF, Almeida-Abreu PA, editors. *Serra do Espinhaço Meridional: Paisagens e Ambientes.* Belo Horizonte: O Lutador; 2005. p. 272.
 54. Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes Gonçalves JL, Sparovek G. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift.* 2014;22: 711–728. doi:10.1127/0941-2948/2013/0507
 55. Abastecimento M da AP e. Instituto Nacional de Meteorologia - INMET. 2020. Available: <https://portal.inmet.gov.br/>
 56. Goettsch B, Hilton-Taylor C, Cruz-Piñón G, Duffy JP, Frances A, Hernández HM, et al. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nat Plants.* 2015;1: 1–7. doi:10.1038/nplants.2015.142
 57. Refflora. Flora do Brasil 2020.

58. Zappi DC, Taylor NP. Diversidade e Endemismo de Cactaceae na Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade*. 2008: 139–144.
59. Taylor NP, Zappi DC. Cacti of eastern Brazil. *R Bot Gard Kew*. 2004.
60. Krishna K, Grimaldi DA, Krishna V, Engel MS. Treatise on the Isoptera of the World. *Bull Am Museum Nat Hist*. 2013;377.
61. Bignell DE, Roisin Y, Lo N. Biology of Termites: a Modern Synthesis. Bignell DE, Roisin Y, Lo N, editors. *Journal of Chemical Information and Modeling*. Dordrecht: Springer Netherlands; 2011. doi:10.1007/978-90-481-3977-4
62. Constantino R. Cupins do Cerrado. 2014.
63. Constantino R. Termite Diversity in Brazil. In: Moreira FMS, Siqueira JO, Brussaard L, editors. *Soil Biodiversity in Amazonian and Other Brazilian Ecosystems*. 2006. pp. 117–128.
64. Constantino R. Termite Catalog. 2020.
65. Vasconcellos A. Cupins: mocinhos ou vilões? *Conhecendo os artrópodes do semiárido*. 2016: 84–95.
66. Sant’ana LP. PADRÃO DE ESCAVAÇÃO DE TÚNEIS EM CORTARITERMES SILVESTRII (TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE). Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri. 2017.
67. Korb J. Termites, hemimetabolous diploid white ants? *Front Zool*. 2008;5: 15. doi:10.1186/1742-9994-5-15
68. Eggleton P, Bignell DE, Sands WA, Waite B, Wood TG, Lawton JH. The species richness of termites (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *J Trop Ecol*. 1995;11: 85–98.
69. Holt JA, Lepage M. Termites and Soil Properties. 1 ed. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M, editors. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. 1 ed. Springer Netherlands; 2000. pp. 389–408.
70. Holt JA, Coventry RJ. Nutrient Cycling in Australian Savannas. *J Biogeogr*. 1990;17: 427–432.
71. Bottinelli N, Jouquet P, Capowiez Y, Podwojewski P, Grimaldi M, Peng X. Why is the influence of soil macrofauna on soil structure only considered by soil ecologists? *Soil Tillage Res*. 2015;146: 118–124.
72. DeSouza O, Cristaldo PF, Rosa CS, Florencio DF, Marins A. Cupins consumindo detritos vegetais: impactos ecológicos sobre a biota tropical. In: Del-Claro K,

- Silingardi T, editors. *Ecologia das interações inseto-planta: uma abordagem ecológico-evolutiva*. 2011. pp. 203–213.
73. Bignell DE, Eggleton P. Termites in ecosystems. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers; 2000. pp. 363–387.
 74. Eggleton P, Bignell DE, Sands WA, Mawdsley NA, Lawton JH, Wood TG, et al. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Philos Trans R Soc London Ser B Biol Sci*. 1996;351: 51–68. doi:10.1098/rstb.1996.0004
 75. Brody AK, Palmer TM, Fox-Dobbs K, Doak DF. Termites, vertebrate herbivores, and the fruiting success of *Acacia drepanolobium*. *Ecology*. 2010;91: 399–407. doi:10.1890/09-0004.1
 76. Fox-dobbs K, Doak DF, Brody AK, Palmer TM. Termites create spatial structure and govern ecosystem function by affecting N₂ fixation in an East African savanna. *Ecology*. 2010;91: 1296–1307.
 77. Rückamp D, Amelung W, Simone Borma L de, Pena Naval L, Martius C. Carbon and nutrient leaching from termite mounds inhabited by primary and secondary termites. *Appl Soil Ecol*. 2009;43: 159–162. doi:10.1016/j.apsoil.2009.06.012
 78. Rückamp D, Martius C, Bornemann L, Kurzatkowski D, Naval LP, Amelung W. Soil genesis and heterogeneity of phosphorus forms and carbon below mounds inhabited by primary and secondary termites. *Geoderma*. 2012;170: 239–250. doi:10.1016/j.geoderma.2011.10.004
 79. López-Hernández D. Nutrient dynamics (C, N and P) in termite mounds of *Nasutitermes ephratae* from savannas of the Orinoco Llanos (Venezuela). *Soil Biol Biochem*. 2001;33: 747–753.
 80. Noirot C. The nests of termites. *Biology of Termites*. 1970. pp. 73–125.
 81. Vasconcellos A. *Ecologia e biodiversidade de cupins (Insecta, Isoptera) em remanescentes de Mata Atlântica do Nordeste Brasileiro*. Universidade Federal da Paraíba. 2003.
 82. Noirot C, Darlington JPEC. Termite Nest: Architecture, Regulation and Defence. 1 ed. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M, editors. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. 1 ed. Springer Netherlands; 2000. pp. 121–140.
 83. Costa-Leonardo AM. *Cupins-Praga: Morfologia, Biologia e Controle*. Rio-Claro; 2002.
 84. Cristaldo PF, Rosa CS, Florencio DF, Marins A, DeSouza O. *Termitarium volume as a*

- determinant of invasion by obligatory termitophiles and inquilines in the nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae). *Insectes Soc.* 2012;59: 541–548. doi:10.1007/s00040-012-0249-3
85. Korb J, Linsenmair KE. The effects of temperature on the architecture and distribution of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds in different habitats of a West African Guinea savanna. *Insectes Soc.* 1998;45: 51–65. doi:10.1007/s000400050068
86. Rapini A, Ribeiro PL, Lambert SM, Pirani JR. A Flora dos Campos Rupestres da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade*. 2008: 15–23.
87. Queiroz S, Pacheco M, Sant’ana L, Cruz C, Oliveira C, Sincurá Y, et al. Polinizadores e visitantes florais da Cadeia do Espinhaço: o estado da arte. *Rev Espinhaço*. 2018;7: 12–26. Available: <http://revistaespinhaco.com/index.php/journal/article/view/220>

A associação de *C. minensis* (Werderm) F. Ritter (Cactaceae) à ninhos de cupim (Blattodea: Isoptera: Termitidae) aumenta a produção de frutos dos cactos em uma área de Campo Rupestre

Julya Pires Souza^{1*}, Thiago Santos¹, Carlos Victor Mendonça-Filho¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri – UFVJM, Diamantina, Minas Gerais, Brasil.

* julyapiresdtna@hotmail.com

Resumo:

Interações interespecíficas que mudam o *fitness* das espécies, são um dos fatores mais importantes que contribuem para a estrutura ecológica da comunidade e o funcionamento dos ecossistemas. Para compreender como a interação entre cupins/ninhos de cupim e uma espécie de cacto (observando como a planta cresce em um ninho) mudam a produção de estruturas reprodutivas da planta (indiretamente ligada com o *fitness* e suas interações com outras espécies como polinizadores e dispersores de sementes) e a fenologia em uma área de Campo Rupestre, esse estudo investigou: i) quais espécies de cupim habitam os ninhos associados aos cactos; ii) se a interação cacto-cupim muda a fenologia da planta e produção de estruturas reprodutivas; iii) se a interação ocorre ao acaso. Dados de fenologia e produção de frutos, flores e botões florais foram coletados de Junho de 2018 à Março de 2020 (semanalmente) em 62 indivíduos de *Cipocereus minensis* (31 crescendo sobre o cupinzeiro e 31 sobre o substrato rochoso/areia) em uma área de Campo Rupestre. Amostras de cupim dos 31 ninhos com cacto foram feitas. Para compreender se a associação ocorria ao acaso, todos os ninhos e *C. minensis* (e se eram associados ou não) foram contados em duas parcelas previamente marcadas. Nove espécies de cupim foram coletadas entre construtores e inquilinos (foram encontradas até três espécies por ninho). O substrato não afetou a fenologia do cacto, contudo, cactos que crescem sobre cupinzeiros aumentaram a produção de frutos em *C. minensis* em comparação com aqueles que crescem sobre o substrato rochoso/areia. Não há evidências indicando que a interação cacto-cupim não ocorre ao acaso. Contudo, esse estudo mostrou que a interação dos cactos à ninhos de cupim potencialmente aumenta o *fitness* da planta e pode resultar em mais recursos para a fauna do Campo Rupestre dependente.

Palavras-chave: Interação interespecífica; Campo Rupestre; Cactaceae; Isoptera.

Introdução

Interações interespecíficas, entre diferentes pares de espécies, acontecem na natureza, apresentando resultado positivo, negativo ou mesmo neutro, como consequência em um sistema de custo-benefício, totalmente dependente do ganho ou da perda de sucesso reprodutivo (*fitness*) para a população ou espécie nesse processo [1,2]. Características como idade, tamanho, história de vida, morfologia, fisiologia, entre outras, podem interferir fazendo com que as mesmas espécies interajam de maneiras diferentes em variações espaço-temporais, ou tenham proporções assimétricas em seus retornos [1–3]. Ainda, essas interações podem ocorrer entre mais pares, de modo que os resultados de um par podem interferir nos processos e resultados dos outros pares [2,4]. São essas estreitas associações entre pares de espécies que têm papel chave na estruturação de uma comunidade biológica e no funcionamento de um ecossistema, pois é por meio dessas que ocorre fluxo de energia e ciclagem de matéria entre os níveis tróficos e cadeias de decomposição [5].

A plasticidade em uma interação pode ser considerável, dependendo dos fatores bióticos e abióticos locais, bem como de outras variações que possam interferir [1,6]. Esses diversos fatores, presentes de forma característica em ambientes tropicais, sendo muitos deles sazonais, influenciam no *fitness* de cada espécie e, como consequência, toda a comunidade pode ser afetada [7–10].

Em ambientes como os Campos Rupestres, em que os solos são pobres em nutrientes, a incidência de radiação solar é alta, a água é restrita e muitas vezes o alimento é escasso, a busca por condições e recursos está diretamente ligada com a adaptabilidade que tem sido desenvolvida pelos indivíduos de cada espécie [11]. Por exemplo, a vegetação desses espaços evoluiu mantida pelas condições edáficas e climáticas, pela frequência de incêndios e, possivelmente, pela herbivoria. Para sobreviver aos fortes filtros dessas áreas hostis, muitas espécies de plantas, principalmente as ervas, gramíneas e arbustos, desenvolveram uma variedade de características morfológicas, anatômicas, fisiológicas, comportamentos fenológicos e relações tróficas e simbióticas específicas [12,13].

Essa singularidade promoveu, nos Campos Rupestres, uma composição e biodiversidade característica, com altas taxas de diversidade e endemismo principalmente de sua flora, mas também da sua fauna [12,14]. Em um levantamento que vem sendo desenvolvido pela The Brazilian Flora Group desde 2008, estima-se que a flora desses ambientes é composta por cerca

de 5000 espécies de plantas vasculares nativas brasileiras, pertencentes a 134 famílias e 753 gêneros [15,16]. Dessas, cerca de 2000 espécies são endêmicas, o que corresponde à 40% da sua vegetação total e a aproximadamente 15% da vegetação nativa brasileira, em uma área que corresponde a menos de 1% do território do país [15,17].

Apesar desse levantamento de flora que vem sendo desenvolvido, pouco ainda se sabe sobre a diversidade dos Campos Rupestres em termos de fauna, microrganismos e fungos, bem como sobre os processos biológicos e demais aspectos. Apesar dos altos níveis de endemismo de espécies, há também altos níveis de ameaça. Como se conhece muito pouco, ou mesmo não se conhece, desta vasta diversidade de espécies, muitas delas têm se extinguido antes mesmo de serem estudadas [12]. Informações como essas seriam importantes para desenvolver planos e ações de conservação desse ambiente, pois a destruição antrópica destes habitats tem causado não somente perda de espécies, mas outras perdas como erosão da diversidade genética e perda dos serviços ecossistêmicos, vitais para se manter a comunidade [15,18].

O monitoramento de eventos biológicos repetidos e suas relações com os fatores ambientais são importantes para entender como funciona a dinâmica de uma população e o funcionamento de uma comunidade. O estudo da fenologia é uma ótima ferramenta para compreender fatores que influenciam a reprodução e sobrevivência da espécie, como os efeitos da sazonalidade e variações interanuais climáticas, estratégias de crescimento e regeneração, entre outros. Na fenologia reprodutiva, por exemplo, as variações no tempo, duração e abundância dos eventos recorrentes do ciclo de vida podem ser definitivos nos processos regulatórios das espécies [7,8,10,19–22]. Nas plantas, os padrões fenológicos temporais de floração e frutificação que elas apresentam tem implicações importantes na sua biologia e ecologia, como a disponibilidade de recursos para os seus polinizadores e dispersores de sementes, e conseqüentemente, para o seu sucesso reprodutivo [7,23]. Nos trópicos, as fenofases reprodutivas seguem padrões irregulares o que torna ainda mais complexo esse tipo de estudo [24,25]. Nos cactos, planta típica de ambiente secos, os estudos com padrões fenológicos têm demonstrados que as flutuações na temperatura e precipitação afetam o tempo e a intensidade da reprodução [19,26].

Apesar da grande quantidade de estudos com fenologia reprodutiva de cactáceas, eles não levam em consideração as variações que podem existir no substrato em que os cactos estão inseridos e como isso poderia interferir na fenologia da população. Especialmente os cupins, e seus ninhos, merecem uma atenção especial como substrato de crescimento de plantas, porque

os cupins são insetos eussociais capazes de modificar as propriedades do solo no processo de decomposição. Chamados de engenheiros de ecossistemas, destacam-se nos processos de ciclagem de nutrientes, intermediando os ciclos de Carbono (C), Nitrogênio (N), Fósforo (P) e Potássio (K), além de proporcionar uma maior fixação de Carbono e Nitrogênio, aumentar a porosidade, a densidade, a aeração e a infiltração de água no solo [27–30]. Se comparados aos cactos em afloramentos rochosos, espera-se que os ninhos tragam um maior retorno ao cacto, que cause maiores efeitos sobre sua fenologia, já que a resposta fenológica da planta é adaptada às condições sazonais de seu habitat.

Este é um estudo inédito, que busca compreender os padrões ecológicos reprodutivos de *Cipocereus minensis* (Cactaceae), uma cactácea endêmica dos campos rupestres mineiros, quando interage com ninhos de cupim (Blattodea: Isoptera: Termitidae) e comparar com indivíduos que se encontram em seu substrato comum, os afloramentos rochosos. O estudo verificou a associação de *Cipocereus minensis* à ninhos de cupim, para saber (i) quais são os gêneros de cupim que habitam os ninhos associados aos cactos; (ii) se a associação alterava a fenologia dos cactos; (iii) se a associação alterava a produção de estruturas reprodutivas dos cactos; (iv) e se a associação ocorre ao acaso.

Materiais e Métodos

Área de estudo

Os estudos foram realizados em uma área de campo rupestre (Fig 1), com cerca de 1300 m de altitude, no Campus JK (18°14' S, 43°36' W) da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri (UFVJM), em Diamantina, Minas Gerais (Fig 2). O clima na região é sazonal, classificado como *Cwb* segundo a classificação de Köppen, com invernos frios e secos (abril a setembro) e verões quentes e úmidos (outubro a março) [31]. A precipitação acumulada é de 1250mm à 1450mm (Normal Climatológica 1981-2010, INMET) [32], com comportamento subanual, alternando entre um ano muito chuvoso, acima da média, e outro próximo ou abaixo da média da normal climatológica (dados não publicados).

Caracteriza-se como Campo Rupestre áreas a partir de 900 m de altitude, compostas por afloramentos rochosos pré-cambrianos de quartzito, arenito ou ferruginosos (cangas) e por complexos de vegetações azonais. Especificamente os campos rupestres *sensu lato* da Cadeia

do Espinhaço, definem-se como um mosaico de vegetação herbáceo-arbustiva montanhosa, propensa a incêndios, inserida em geologia com afloramentos rochosos de quartzito, arenito ou ferruginoso, juntamente com areia, padarias pedregosas e encharcadas. No campo rupestre *sensu lato* a vegetação se restringe à área de afloramentos rochoso, se diferenciando dos campos *stricto sensu*, que se compõem de um mosaico de pastagem e vegetação que se associa aos afloramentos rochosos [15,33,34].

Descrição das áreas de coleta

A Área 1 (Fig 2, em preto), apresenta partes de substrato rochoso, ora com afloramentos bem marcados, ora com rochas expostas mais a nível do solo, e partes de solo arenoso. Metade à sentido sul, é constituída por solo arenoso, de areia branca de granulometria média a fina, havendo um pequeno afloramento rochoso em seu meio. Metade à norte, é composta por um afloramento rochoso estilo um “paredão” estreito e comprido, sendo o restante, composto por rochas nuas, próximas ao nível do solo, e intercaladas ou sobrepostas por essa mesma areia branca e cascalho.

A Área 2 (P5) (Fig 2, em amarelo) é um afloramento rochoso, bem destacado, que se encontra à beira do Córrego Soberbo e de uma mata de galeria. Em parte dessa parcela, à sua borda leste, há uma vegetação um pouco mais fechada, enquanto que a oeste a área se constitui de rochas nuas ou cobertas por camadas de areia.

A Área 3 (Fig 2, em vermelho), utilizada para o monitoramento fenológico, é composta por afloramentos rochosos entremeados por áreas de solo arenoso e cascalho.



Fig 1. Paisagem de campo rupestre preservada dentro dos limites do campus JK da UFVM. Autor: Julya Pires Souza

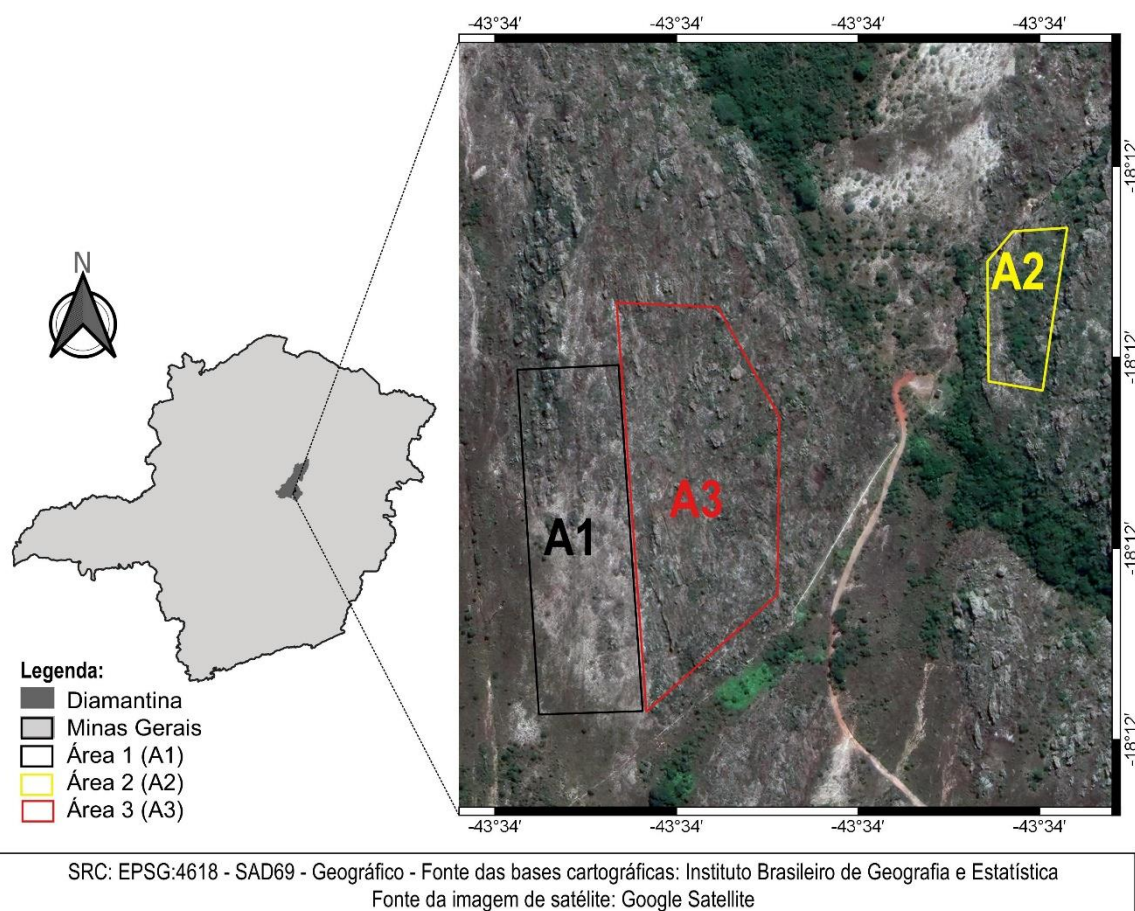


Fig 2. Mapa de localização, marcação e caracterização da área de estudos. Área de campo rupestre, dentro dos limites do Campus JK, da UFVJM, em Diamantina – MG. A área 1, em

preto, e a área 2, em amarelo, correspondem às áreas onde foram feitos os levantamentos quantitativos da presença de cupins, cactos e associações cacto-cupim. A Área 3, em vermelho, está representada a área total onde estão localizados os cactos associados ou não a cupinzeiros utilizados para o monitoramento fenológico.

Espécies estudadas

Cipocereus minensis (Werderm) F. Ritter (Cactaceae: Cactoideae: Cereeae), popularmente conhecido como Quiabo-da-lapa (Fig 3), é um cacto colunar, frequentemente ramificado, arbustivo, endêmico dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço Meridional. Possui distribuição relativamente ampla que vai desde a cidade de Cocaís até Grão-Mogol, ambas em Minas Gerais [35]. *C. minensis* possui flores brancas (Fig 3D), geralmente posicionadas no ápice dos ramos, e frutos (bagas) ovóides à globosos, de coloração azulada (Fig 3E) quando imaturos e esverdeada quando maduro. Apresenta ritmo reprodutivo de floração e frutificação sazonal e subanual, com picos de floração na estação seca e de frutificação na úmida, de intensidades diferentes em anos consecutivos, provavelmente relacionados com a oscilação da temperatura e precipitação. O ciclo reprodutivo dura em média 50 dias, desde o surgimento dos botões até a maturação dos frutos [35–38].

Cupins (Blattodea: Isoptera) são insetos eussociais, com ampla distribuição geográfica e grande sucesso ecológico [39]. As colônias, na maioria das espécies, se dividem entre indivíduos morfológica e funcionalmente separados em três castas: soldados, operários e reprodutores. Os soldados são responsáveis pela defesa da colônia, os operários cuidam da manutenção, forrageio e alimentação, e dos juvenis, e os reprodutores, geralmente um casal (rainha e rei) se responsabilizam pela reprodução [39–42]. Cupins fazem parte da fauna de solo e exercem importante papel na manutenção dos ecossistemas tropicais, destacando-se nos processos de decomposição de matéria e ciclagem de nutrientes [29,42].



Fig 3. *Cipocereus minensis*. **A)** *C. minensis* associado a ninho de cupim (mancha escura na base do cacto); **B)** *C. minensis* em substrato rochoso coberto por camada de solo arenoso; **C)** Botões florais em diferentes estágios de desenvolvimento, os menores representam os botões iniciais e o maior em pré-antese; **D)** Flor em antese; **E)** Frutos em estágio imaturo. Autor: Julya Pires Souza.

Coletas de dados

Para compreender como era a fenologia de *C. minensis*, foi feito o monitoramento fenológico quantitativo semanal, em uma área de campo rupestre (Fig 2, em vermelho), ocorrendo entre junho de 2018 e março de 2020 e totalizando 94 observações, sendo utilizados 62 cactos, sendo 31 em cupinzeiro (Fig 3A) e 31 em substrato rochoso (Fig 3B). Seguindo a metodologia de d'Eça-Neves e Morellato [8] e Lopes [37], em cada monitoramento eram quantificadas todas as estruturas reprodutivas, por estágio de desenvolvimento (botões florais (Fig 3C), flores (Fig 3D) e frutos (Fig 3E)), presentes em cada um dos indivíduos.

Com o objetivo de conhecer quais eram os cupins que estavam associados à *C. minensis*, foram coletados soldados de cupim nos 31 ninhos associados aos cactos, cerca de uma vez por ano, nas bordas para que houvesse poucos danos aos ninhos e não interferisse na fenologia, e identificados à nível de gênero utilizando chaves de identificação [43–45].

Para verificar se o clima altera a fenologia do cacto juntamente com o substrato, foram coletados dados climáticos de temperatura e precipitação na plataforma do Instituto Nacional de Meteorologia – INMET (Código da Estação: A537 | OMM:83538; Tipo de estação: Automática; Latitude: 18,2° S; Longitude: 43,64° O; Altitude: 1296.12 m) [32]. Calculou-se a temperatura média e a precipitação total, referente à data da coleta, aos trinta dias (mensal) e aos sete dias (semanal) que antecederam a coleta.

Com o objetivo de verificar se a associação cacto-cupim ocorre ao acaso, foi feito um levantamento quantitativo da presença de ninhos de cupim, cactos e associações entre cactos e ninhos. Foram sorteadas duas áreas para essa amostragem, sendo a Área 1 composta por uma parcela de 200 m x 60 m (Fig 2, em preto), e a Área 2 composta por uma parcela de 100 m x 30 m² (Fig 2, em amarelo).

Análises

Para testar se em cada fenofase havia diferença nos picos fenológicos, e se elas eram sazonais, entre substratos, foi utilizada estatística circular, com intervalo de confiança (IC) de 95%, através do *software* Oriana 4.02, dividido em dois monitoramentos, 2018/2019 (12 meses) e 2019/2020 (10 meses) [46]. Em cada monitoramento, para verificar os picos fenológicos, calculou-se o vetor médio (μ), que representa o ângulo médio, ou a data média, da atividade fenológica. O comprimento do vetor médio (r) foi calculado para representar o grau de sincronia (clustering) dos picos entre substratos para cada uma das fenofases, representado entre 0 e 1, em que $r < 0.5$ representam que não há sincronia, enquanto que $r > 0.5$ mostra que há sincronia. O Rayleigh Test (Z e p) foi utilizado para testar a significância do ângulo médio e verificar se existe padrão significativamente sazonal ($r > 0.5$ e $p(Z) < 0.05$) [47].

Para testar o efeito do clima e do substrato sobre a produção de botões florais, flores e frutos, foram utilizados Modelos Lineares Mistos Generalizados, em que a semana da coleta e o indivíduo foram usados como os componentes aleatórios. Assumiu-se uma distribuição binomial negativa para os erros e, para botões e frutos, os modelos foram considerados inflacionados em zero. Todos os modelos foram ajustados usando-se o pacote glmmTMB

versão 1.0.1 [48] para o *software* R versão 4.2.0 [49]. Os conjuntos de preditores mais parcimoniosos e que melhor explicavam as variações, foram determinados através do AIC. Os modelos foram construídos utilizando-se como preditores o substrato (cupinzeiro ou rocha/areia), a temperatura média mensal e semanal, a precipitação acumulada mensal e semanal e interações entre temperatura-substrato e precipitação-substrato (Tabela 1).

Tabela 1. Estrutura dos modelos lineares mistos generalizados ajustados.

Modelo	Preditores						Covariável	Inflacionado de Zero
Completo	Temperatura média mensal ¹	Temperatura média semanal ²	Precipitação mensal acumulada ³	Precipitação semanal acumulada ⁴	Interação Temperatura e Substrato ⁵	Interação Precipitação e Substrato ⁶	Substrato ⁷	
Completo sem interação	Temperatura média mensal	Temperatura média semanal	Precipitação mensal acumulada	Precipitação semanal acumulada	-	-	Substrato	
Mensal	Temperatura média mensal	-	Precipitação mensal acumulada	-	Interação Temperatura e Substrato	Interação Precipitação e Substrato	Substrato	Número de módulos (tamanho do cacto) ~1*
Mensal sem interação	Temperatura média mensal	-	Precipitação mensal acumulada	-	-	-	Substrato	
Semanal	-	Temperatura média semanal	-	Precipitação semanal acumulada	Interação Temperatura e Substrato	Interação Precipitação e Substrato	Substrato	
Semanal sem interação	-	Temperatura média semanal	-	Precipitação semanal acumulada	-	-	Substrato	

Tabela 1. Estrutura dos modelos lineares mistos generalizados ajustados. (Continuação)

Modelo	Preditores							Covariável	Inflacionado de Zero
Clima mensal	Temperatura média mensal	-	Precipitação mensal acumulada	-	-	-	-		
Clima Semanal	-	Temperatura média semanal	-	Precipitação semanal acumulada	-	-	-	Número de módulos (tamanho do cacto)	~1*
Substrato	-	-	-	-	-	-	-	Substrato	

Estrutura dos modelos lineares mistos generalizados ajustados a fim de se verificar o melhor conjunto de variáveis que explicam a produção de estruturas reprodutivas dos cactos *C. minensis* associados ou não aos cupinzeiros. **1 Temperatura média mensal** é a média da temperatura dos 30 dias que antecedem a coleta; **2 Temperatura média semanal** é a temperatura média dos sete dias anteriores à coleta; **3 Precipitação mensal acumulada** é a chuva acumulada em 30 dias que antecedem à coleta; **4 Precipitação semanal acumulada** é a chuva acumulada nos sete dias anteriores à coleta; **5 Interação temperatura e substrato** são as interações possíveis entre as variações de temperatura semanal e mensal e os substratos cupinzeiro e rocha; **6 Interação precipitação e substrato** são as interações possíveis entre as variações da precipitação semanal e mensal e os substratos cupinzeiro e rocha; **7 Substrato** são os dois substratos ao qual os cactos se inserem – cupinzeiro e rocha; * Esta formula indica que não foi considerada possíveis diferenças entre os cactos na rocha ou cupinzeiro quanto ao excesso de zeros. * A correção para o excesso de zeros foi aplicada apenas para os modelos dos frutos e botões, pois para as flores não foi necessário.

Resultados

Dos 31 ninhos associados aos cactos monitorados, foi possível coletar cupins em apenas 24 ninhos. Verificou-se a presença tanto de construtores quanto de inquilinos, apresentando em média 1.29 espécies/ninho (1.29 ± 0.55). Nós identificamos como espécies construtoras *Silvestritermes* sp. (Syntermitinae), *Nasutitermes* sp. 1, *Nasutitermes* sp. 2, *Nasutitermes* sp. 3 e *Nasutitermes* sp. 4. (Nasutitermitinae), e *Termes* sp. (Termitinae). Já como inquilinos, foram identificados *Amitermes* sp. (Termitinae), *Diversitermes* sp. e *Subulitermes* sp. (Nasutitermitinae). Dos 24 ninhos, dois apresentaram construtores e inquilinos juntos, enquanto que 16 apresentaram somente uma espécie construtora e dois somente uma espécie inquilina. Quatro ninhos apresentaram até três construtores diferentes em coletas distintas.

Em termos de clima, o ano de 2018 foi mais chuvoso e com uma temperatura média menor, se comparado à 2019 (precipitação acumulada anual de 2116 mm e 1028.4 mm, respectivamente; temperatura média anual de 18.64°C e 19.3°C, respectivamente). Até março de 2020, último mês do estudo, já havia chovido 1108.6 mm, indicando que o ano terá alta precipitação acumulada. A temperatura média de 2020 considera apenas os três primeiros meses do ano que são bem quentes, e por isso, apresenta uma média alta. Comparando à normal climatológica 1981-2010, podemos perceber que 2018 ultrapassou a média e 2020, apesar de estar em seus primeiros meses, já estava próximo a atingir a média, enquanto que 2019 obteve uma marca um pouco abaixo da média (Fig 4A).

Observando a precipitação mensal acumulada ao longo do período de estudo, pode-se perceber como ocorre a distribuição sazonal das chuvas ao longo de todo o ano, dividida em duas estações: seca (abril a setembro) e chuvosa (outubro a março), sendo os meses de abril e setembro considerados meses de transição entre estações. As temperaturas médias mensais ao longo do nosso estudo variaram entre 15.36°C, nos meses mais frios, até 21.38°C, nos meses mais quentes (Fig 4B).

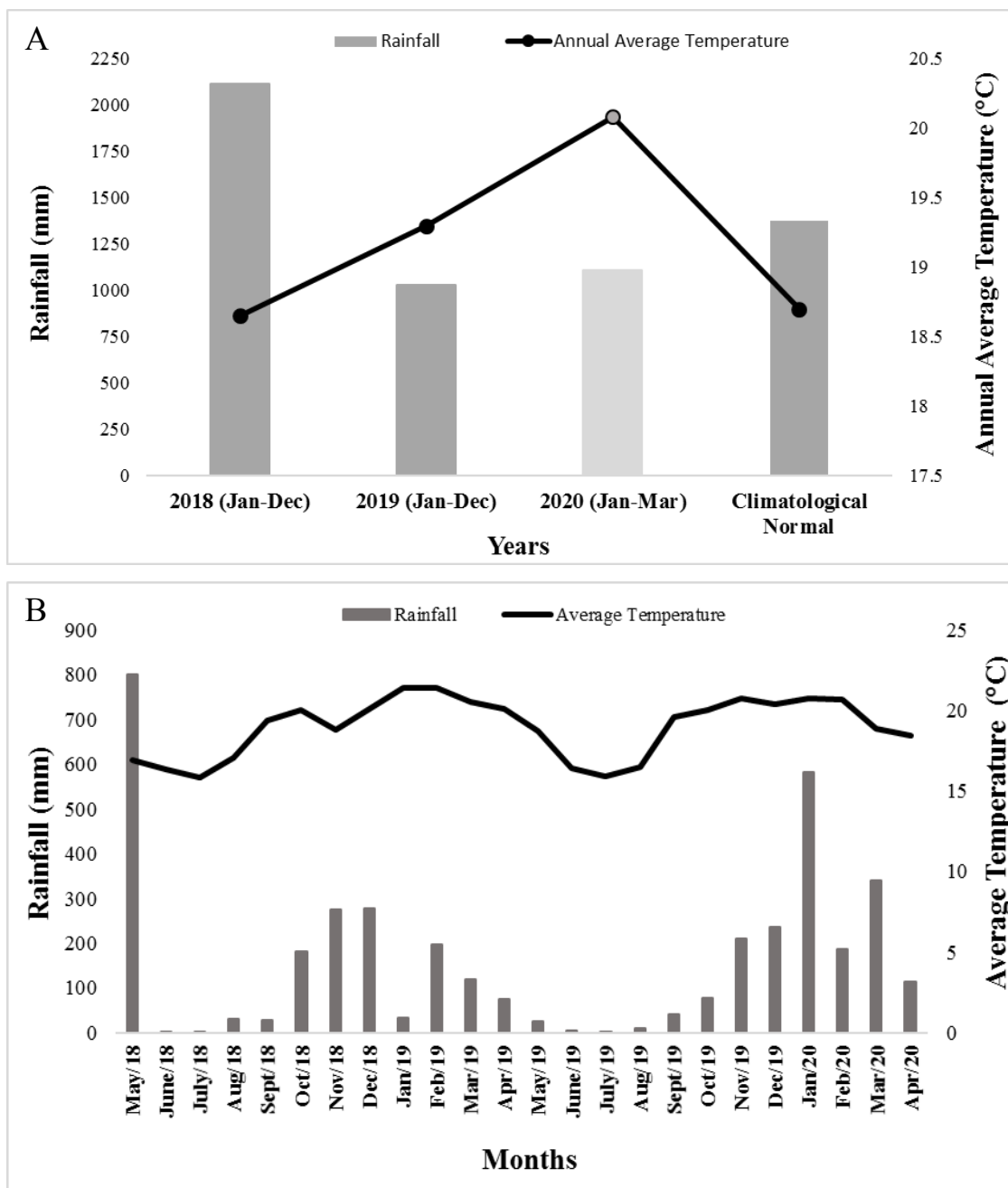


Fig 4. Gráfico climático da distribuição das chuvas e temperatura média ao longo do período de estudos. A) Temperatura média anual, precipitação acumulada anual (janeiro a dezembro de 2018; janeiro a dezembro de 2019; e janeiro a março de 2020), e Normal Climatológica anual para precipitação acumulada e temperatura média (1981-2010). O ano de 2020 encontra-se com coloração mais clara, pois representa apenas três meses do ano (janeiro a março). **B)** Distribuição da precipitação e temperatura média mensal ao longo dos meses de estudos (maio de 2018 a abril 2020).

Cipocereus minensis floresceu e frutificou durante todo o ano, ainda que oscilando entre altas e baixas produções. Seu principal pico de floração e frutificação ocorreu na

estação seca, entre os meses de maio e agosto, porém, outros picos para ambas as fenofases puderam ser observados ao longo de todo o ano, sendo de dois a três picos mais expressivos a cada ano (de junho a maio). O substrato não interferiu no início (*timing*) das fenofases. Em um mesmo indivíduo, ou módulo, geralmente ocorria sobreposição das fenofases, sendo possível encontrar botões florais em diferentes estágios de desenvolvimento, bem como flores em antese, flores senescentes ou mesmo frutos em desenvolvimento. Quando ocorria um pico, vale destacar que, os botões florais não entravam em antese todos ao mesmo tempo, pois a floração é assincrônica, abrindo poucas flores ao dia e, como consequência, os frutos também maturavam em momentos diferentes, o que torna o pico relativamente mais longo. As flores em antese e os frutos maduros foram vistos em proporção menor, já que a antese ocorre ao longo da noite, estando fechada até o final da manhã, e os frutos muitas vezes são predados antes mesmo de atingir o seu estágio completo de maturação.

O primeiro monitoramento (2018/2019) possuiu 12 meses e aconteceu entre junho 2018 e maio 2019. O primeiro pico de floração, observado no estudo, ocorreu nos meses de junho e julho, sendo o início da produção de botões florais em junho e antese em julho. Uma sequência de frutificações pôde ser observada desde o início de junho, como consequência de uma floração que ocorreu anterior ao estudo, se estendendo até outubro decorrente das novas florações (Fig 5). Entre novembro e início de dezembro, ocorreu um aumento na produção e um segundo pico de floração foi observado (Fig 5). O terceiro pico, que aconteceu a partir do final de fevereiro e se estendeu até maio de 2019, foi o mais produtivo para botões nesse primeiro ano (Fig 5). De modo geral, nesse primeiro ano, mesmo com a alta produção de botões, a produção de flores e frutos, com exceção de alguns picos mais expressivos, se manteve dentro de um patamar, mostrando que pode haver uma perda grande de estruturas desde o início do crescimento do botão até chegar no fruto desenvolvido.

Nas análises circulares feitas para 2018/2019, a data média (vetor médio (μ)) (Tabela 2) de ocorrência da frutificação foi no final de junho, no cupinzeiro, e metade de julho, na rocha, apresentando um atraso nos indivíduos na rocha. Botões florais e flores não puderam ser comparados, entre substratos, porque não havia distribuição uniforme para os dados nessas fenofases, para o substrato cupinzeiro. Para sazonalidade, verificamos que apenas a floração (junho) e a frutificação (agosto) na rocha foram sazonais, ou seja, ocorrem principalmente no período de frio e seca (Tabela 2). Vale

destacar que a magnitude dos picos não foi testada. Testou-se somente se haviam picos, quais seus ângulos médios e se havia ou não sazonalidade.

O segundo monitoramento (2019/2020) possuiu 10 meses e aconteceu entre os meses de junho 2019 e março 2020. A produção de botões florais ocorreu, como continuação da iniciada em maio, até dezembro continuamente, com oscilações entre picos mais e menos expressivos. Nesse período, os principais picos ocorreram em julho, agosto e dezembro, sendo o de agosto o mais produtivo (Fig 5). A antese das flores, assim como nos botões florais, iniciou-se a partir de maio/junho e se estendeu até agosto, atingindo sua máxima em agosto. Essa floração deu origem a um pico de frutificação que aconteceu em todo o mês de julho e também se estendeu até o final de agosto (Fig 5). Uma segunda floração pôde ser observada de novembro para dezembro, porém, essa gerou uma quantidade menor de frutos, se comparada a anterior, que permaneceu até metade de janeiro (Fig 5). De janeiro a março de 2020, a produção de botões no substrato rochoso se manteve maior que a do cupinzeiro, porém, na rocha houve uma perda maior de estruturas, de modo que a quantidade de frutos acabou se mantendo próxima em ambos os substratos.

Nas análises circulares feitas para 2019/2020, a data média (vetor médio (μ)) (Tabela 2) do pico para botões florais não apresentou diferença entre substratos. Já para as flores foi no final de julho na rocha e no final de agosto no cupinzeiro, com uma diferença de um mês entre substratos, sendo mais atrasado no cupinzeiro. Para frutificação também houve uma diferença entre substratos, porém com um atraso de aproximadamente uma semana, sendo mais atrasado na rocha. Em termos de sazonalidade, apenas a floração no substrato rochoso (julho) e a frutificação (agosto) em ambos os substratos foram sazonais, mostrando que os principais picos ocorrem no período de frio e seca (Tabela 2).

Os cactos sobre o cupinzeiro produziram, em média, 2.00 botões florais, 0.21 flores e 1.05 frutos por indivíduo/semana, enquanto que no substrato rochoso, em média, 1.95 botões florais, 0.20 flores e 0.70 frutos por indivíduo/semana. Apesar da produção média de botões e flores terem sido semelhantes para ambos os substratos, pode-se observar que os cactos sobre o cupinzeiro possuíam uma maior produção média de frutos. Modelos estatísticos lineares generalizados, apontaram que não somente os cactos associados à cupinzeiros produzem mais, mas que a diferença de substrato interfere na forma como o cacto responde às oscilações climáticas, principalmente à temperatura. O modelo que

melhor explicou a produção de botões florais e de flores foi o Modelo Completo, em que a produção era influenciada por diversas variações climáticas sozinhas e junto com os substratos. Em contrapartida, o Modelo Mensal foi o que melhor explicou a frutificação, levando em consideração somente a temperatura e precipitação mensal sozinhas e juntas com os substratos (Tabela 3).

Tabela 2. Resultados da estatística circular para fenologia e sazonalidade.

Year	Phenophase	Substrate	Mean vector (μ)	95% Confidence Interval (IC)	Length of mean vector (r)	Rayleigh Test (Z)	Rayleigh Test (p)
June 2018/May 2019	Flower buds	Nest ¹	90.597°	--	0.147	97.729	<0.001
		Rock ²	118.986°	113.097° 124.874°	0.26	175.694	<0.001
	Flowers	Nest	108.458°	—	0.315	12.901	<0.001
		Rock	167.889°	158.073° 177.705°	0.995	58.667	<0.001
	Fruits	Nest	176.348°	171.884° 180.812°	0.359	295.563	<0.001
		Rock	198.342°	195.105° 201.579°	0.579	488.676	<0.001
June 2019/ March 2020	Flower buds	Nest	231.886°	228.456° 235.317°	0.417	487.455	<0.001
		Rock	220.787°	215.716° 225.858°	0.382	226.785	<0.001
	Flowers	Nest	236.706°	225.542° 247.888°	0.421	45.787	<0.001
		Rock	205.237°	194.034° 216.441°	0.598	40.048	<0.001
	Fruits	Nest	238.799°	235.406° 242.193°	0.649	411.661	<0.001
		Rock	229.437°	226.176° 232.669°	0.858	265.184	<0.001

Resultados da estatística circular para testar se, para cada fenofase, havia diferença nos picos fenológicos e se elas eram sazonais, entre substratos. **1** Nest = substrato cupinzeiro; **2** Rock = substrato rochoso/areia;

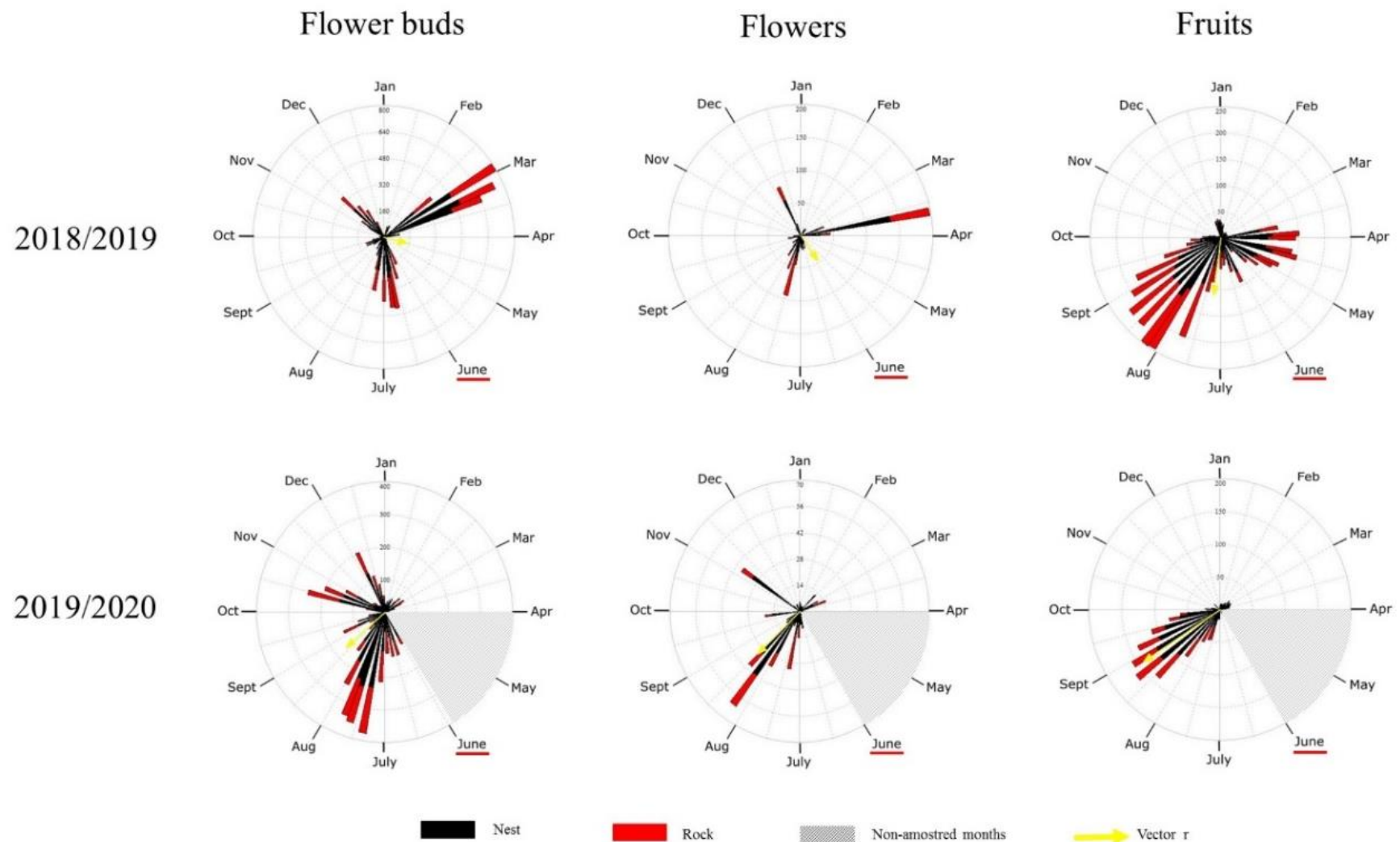


Fig 5. Gráficos circulares representando os picos de produção das fenofases, o ângulo médio (μ) e o comprimento do vetor (r) para os substratos cupinzeiro (preto) e rocha (vermelho).

Tabela 3. Resultado do método de AIC.

Modelo	Botões Florais			Flores			Frutos		
	k	AICc	Δ AICc	k	AICc	Δ AICc	k	AICc	Δ AICc
Completo	15	12885.58	0.00	13	5032.26	0.00	15	9275.48	3.67
Completo sem interação	11	12889.03	3.44	9	5104.84	72.58	11	9328.31	56.50
Mensal	11	12890.06	4.48	9	5054.53	22.26	11	9271.81	0.00
Mensal sem interação	9	12886.06	0.48	7	5103.38	71.11	9	9326.75	54.94
Semanal	11	12890.01	4.42	9	5064.41	32.15	11	9293.11	21.30
Semanal sem interação	9	12887.95	2.37	7	5111.65	79.39	9	9340.07	68.26
Clima mensal	8	12888.77	3.19	6	5103.99	71.72	8	9330.07	58.26
Clima semanal	8	12890.69	5.10	6	5112.26	79.99	8	9343.38	71.58
Clima completo	10	12891.74	6.16	8	5105.45	73.18	10	9331.62	59.82
Substrato	7	12903.24	17.66	5	5124.78	92.52	7	9358.40	86.60

Método de AICc e Δ AICc utilizado a fim de verificar quais eram os conjuntos mais parcimoniosos e que melhor explicavam as variações. k representa o número de parâmetros utilizados.

Em botões florais (Tabela 4), a cada 1°C que a temperatura média mensal diminuiu, aumentou-se a produção a uma taxa de 0.388 botões florais no substrato cupinzeiro e 0.125 botões a mais no substrato rochoso. Para a temperatura média semanal, para cada 1°C que essa diminuiu, aumentou-se a uma taxa de 0.226 botões produzidos na rocha, sendo maior que a taxa de 0.020 botões no cupinzeiro. A presença de condições climáticas adequadas proporcionou maior produção nos cactos sobre os ninhos de cupim, se comparados aos cactos no substrato rochoso, no entanto, a presença de uma maior oscilação que leva à uma condição desfavorável, fez com que esses cactos associados a ninhos se tornassem ainda mais produtivos.

O número de flores produzidas aumentou em 0.86 flores, para ambos os substratos, com a diminuição de 1°C na temperatura média mensal. Já a temperatura média semanal proporcionou o aumento de 0.31 flores no cupinzeiro, para cada 1°C que ela aumenta. Mesmo em condições menos adequadas, os ninhos proporcionam uma maior produção de flores (Tabela 4).

Ao diminuir a temperatura média mensal, a produção de frutos aumentou, sendo que para cada 1°C que a temperatura caía, o número de frutos produzidos aumentava mais expressivamente no substrato rochoso, com 0,417 frutos, do que no cupinzeiro, com 0,276 frutos. Ainda assim, o modelo substrato mostrou que a média produzida por indivíduos no cupinzeiro é maior, sendo 1,263 frutos/indivíduo/semana, significando que os cactos no cupinzeiro atingem os valores mais próximos da máxima, mesmo estando em ambientes com condições climáticas desfavoráveis. Ainda, quanto mais essas condições se aproximaram do favorável, menor foi a sua taxa de aumento na produção (Tabela 4).

Na Área 1, foram contados 454 cupinzeiros, 12 cactos e 7 associações cacto-cupim. Observamos que houveram mais ninhos (95.98%) e a presença de cactos e de associações foi baixa (2.54% e 1.48%, respectivamente). Na Área 2 houveram 61 cupinzeiros sozinhos, 24 cactos sozinhos e 7 associação cacto-cupinzeiro, sendo a maior presença de ninhos de cupim (66.30%), e a baixa presença de cactos (26.09%) e associações (07.61%). Os resultados mostram que foi mais comum encontrar cactos sozinhos, do que cactos associados a cupinzeiros, mostrando que essa associação aparenta ocorrer meramente ao acaso.

Tabela 4 – Resultados dos Modelos Lineares Mistos Generalizados.

Preditores	Botões Florais			Flores			Frutos		
	β	erro padrão	p	β	erro padrão	p	β	erro padrão	p
Intercepto	6.856	1.806	<0,001*	6.076	2.358	0.010*	4.169	1.676	0.013*
Substrato (Rocha)	-1.425	0.978	0.145	2.144	1.515	0.157	1.520	0.988	0.124
Temperatura média mensal	-0.388	0.184	0.035*	-0.861	0.254	0.001*	-0.276	0.089	0.002*
Precipitação mensal acumulada	0.001	0.001	0.398	0.000	0.002	0.928	-0.002	0.001	0.078
Temperatura média semanal	-0.020	0.152	0.893	0.347	0.208	0.095	--	--	--
Precipitação semanal acumulada	-0.002	0.004	0.649	0.007	0.005	0.155	--	--	--
Número de módulos	0.023	0.020	0.243	0.008	0.015	0.584	0.003	0.020	0.862
Substrato (Rocha) x Precipitação mensal acumulada	0.000	0.001	0.559	-0.004	0.002	0.011*	-0.003	0.001	0.001*
Substrato (Rocha) x Temperatura média mensal	0.263	0.092	0.004*	0.314	0.182	0.084	-0.141	0.048	0.003*
Substrato (Rocha) x Precipitação semanal acumulada	-0.004	0.002	0.045*	0.005	0.004	0.269	--	--	--
Substrato (Rocha) x Temperatura média semanal	-0.246	0.076	0.001*	-0.466	0.155	0.003*	--	--	--

Resultados dos Modelos Lineares Mistos Generalizados a fim de se verificar o efeito do clima e do substrato sobre a produção de botões florais, flores e frutos. As casas vazias (--) em frutos, significam que esses modelos semanais não foram utilizados, porque o modelo que melhor explicou os resultados foi o Modelo Mensal.

Discussão

Os ninhos de cupim, atuando como substrato para *Cipocereus minensis*, proporcionaram uma maior produção de estruturas reprodutivas nos indivíduos a eles associados, destacando-se principalmente a produção média de frutos, quando comparada à indivíduos no substrato rochoso (em média 1.05 e 0.70 frutos por indivíduo/semana, no cupinzeiro e rocha respectivamente). Isso pode ser visto tanto para a produção média, mais evidente principalmente nos frutos, mas também na produção em função das variações climáticas, também com destaque para a frutificação. Mesmo as temperaturas baixas terem sido consideradas as mais ideais, ao aumentar a temperatura, e consequentemente sair das condições ótimas, indivíduos sobre o cupinzeiro continuaram mantendo a sua produção crescente.

Os cupinzeiros são construídos não somente para proteção da colônia, mas também para manutenção de condições microclimáticas mais adequadas, como proteção ao excesso de calor, frio, seca ou umidade, porque indivíduos, principalmente os juvenis, tendem a ser mais sensíveis à exposição a elas. Os cupins desenvolveram vários tipos de controle do microclima em seus ninhos, de acordo com o ambiente ao qual eles se expõem [50–52]. Por exemplo, ninhos subterrâneos se beneficiam com temperaturas estáveis e com a umidade do ar intersticial dos solos, enquanto que ninhos epígeos perdem nesses quesitos, mas se beneficiam das trocas gasosas por difusão diretamente com o ar ambiente [51,52]. Ainda assim, os ninhos têm uma capacidade de manter a estabilidade da temperatura, o que deve proporcionar uma maior amplitude térmica e estabilidade das condições favoráveis, e que estaria beneficiando os cactos nos seus ciclos reprodutivos.

Além de manterem um microclima estável em seus ninhos, Rückamp et al [27] e Rückamp et al [28] e diversos outros estudos, apontam que os cupins também são capazes de modificar as propriedades do solo, por meio de translocação, seleção ou ingestão de matéria orgânica e inorgânica presentes, horizontal e verticalmente. Através de processos como a ciclagem de nutrientes, que eles promovem no processo de decomposição da matéria, solos mais heterogêneos se formam. As chamadas “ilhas de fertilidade”, manchas muito ricas em nutrientes que surgem, podem proporcionar alto impacto positivo na vegetação (cadeia de produção primária) e em toda a comunidade ao seu redor [29,53,54]. Nesse processo de ciclagem, as colônias intermediam os ciclos de Carbono (C), Nitrogênio (N), Fósforo (P) e Potássio (K), além de proporcionar uma maior fixação de

Carbono e Nitrogênio, aumentar a porosidade, a densidade, a aeração e a infiltração de água no solo [27,28,30].

Apesar de não terem sido feitas análises de solo comparando o substrato rochoso com o cupinzeiro, sabe-se que os ninhos formam sítios de germinação e crescimento mais ricos em nutrientes, com enriquecimento de carbono, nitrogênio, argila e cátions permutáveis, dentro dos ninhos e no seu entorno, proporcionando maior disponibilidade nutricional para a comunidade vegetal [27,28,50,55]. Entretanto, o solo do campo rupestre quartzítico, geralmente uma fina camada de areia branca sob a rocha, é ácido, com alta saturação de alumínio (Al), níveis notavelmente baixos de potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), de cátions totalmente permutáveis, e especialmente, baixas concentrações de nitrogênio (N) e fósforo (P). Além disso, esses solos apresentam uma baixa retenção de água, o que torna o recurso escasso [56–58]. Nesse caso, os cactos que crescem sobre os ninhos estariam vivendo em solos com maior disponibilidade nutricional e de umidade. Holt e Coventry [59] apontam a importância de vários artrópodes detritívoros como contribuintes diretos na decomposição primária, exercendo papel importante na ciclagem de nutrientes, em ambientes semiáridos tropicais, sendo os cupins, nesse caso, os principais agentes pontuais para a formação de manchas nutricionais. Em ambientes tropicais, por exemplo, cupins e minhocas são importantes grupos de animais que influenciam na estrutura física e função biológica do solo no ambiente que habitam [50,60].

Os resultados sugerem que o clima interfere muito mais na fenologia como, por exemplo, no início (*timing*) do ciclo, enquanto que o substrato, juntamente com as variações climáticas, interfere no aumento da quantidade de estruturas reprodutivas produzidas, mas apesar disso, foi observado que ocorre um certo atraso entre os picos quando comparados os ângulos médios entre substratos para cada fenofase. Assim como já observado em outros estudos [37,38], *C. minensis*, apresenta seu principal pico reprodutivo na estação seca, entre maio e agosto, podendo apresentar ainda de dois a três picos mais expressivos. Apesar da reprodução ser considerada subanual, com dois picos ao ano [37,38], nós observamos aqui uma reprodução contínua, com picos mais expressivos, mas com constante produção ao longo de todo o ano, independente do substrato, que podem estar diretamente relacionados com as variações climáticas e suas constantes oscilações em um único dia, ou em uma semana, o que pode estar contribuindo para isso.

O padrão de reprodução contínuo ou subanual pode ser estratégico em espécies que habitam ambientes áridos e semiáridos, como o Cerrado e a Caatinga, em que a sazonalidade dos recursos predomina [7,61]. Estudos desenvolvidos por Colaço et al [62] e Fonseca et al [7], em áreas de campo rupestre na Chapada Diamantina – BA, mostraram que algumas espécies de cactáceas tem como estratégia fenológica um período contínuo para florescer, com pequenas interrupções, como em *Melocactus glaucenscens*, ou floração e frutificação mais de uma vez no ano, como em *M. paucispinus*.

De modo geral, a produção de botões aconteceu em todas as estações, mas ela foi muito mais expressiva quando estava seco e com temperaturas mais baixas, e quando ocorria um estresse hídrico no meio da estação chuvosa, conhecido como veranico, como em janeiro de 2019. Segundo Belo et al [20], florir na estação seca pode implicar em vantagens, porque pode-se reduzir os danos, nos botões e flores, causados pelas fortes gotas de chuva, fortes ventos ou, eventualmente, granizo. Para plantas que tem flores verticalmente posicionadas no cefálio terminal e que se localizam em áreas abertas, esses danos podem ser ainda piores, como aponta Locatelli e Machado [63]. Essa é uma estratégia usada por muitas plantas de campo rupestre como espécies das famílias Eriocaulaceae, Fabaceae, Gentianaceae, entre outras [20,64,65]. Podemos observar, por exemplo, que as fortes chuvas ocorridas em janeiro de 2020, proporcionaram uma perda de botões e flores, quando convertidos para fruto, nos indivíduos sobre a rocha. Nesse período, a produção que se encontrava maior no substrato rochoso para botões, praticamente se igualou em ambos os substratos para frutos.

Rojas-Sandoval e Meléndez-Ackerman [19] apontam que, para cactos colunares, os determinantes da atividade reprodutiva de floração são as interações de sinais endógenos do desenvolvimento junto com sinais ambientais, como um fator abiótico primário (precipitação ou temperatura), seguido de fatores secundários (eg. duração do dia, capacidade de alocar recursos, nutrientes disponíveis no solo e nesse caso podemos considerar também os ninhos de cupim como um substrato que o cacto pode crescer). Três principais estratégias reprodutivas são apontadas: i) a produção de botões e flores é controlada principalmente pela chuva [26,66,67]; ii) a produção de flores e frutos é controlada principalmente pela temperatura [68,69]; iii) a produção de botões e flores é controlada por diferentes fatores, como a temperatura controlando os botões e a chuva as flores [19]. Em ambas as estratégias, diferentes localizações geográficas, climas, solos, entre outros fatores presentes onde essas espécies habitam, interferem sobre os ciclos

reprodutivos, podendo haver variações até mesmo entre populações de uma mesma espécie.

Petit [26], Quirino [70], Cruz e Pavón [61] e Gomes et al [23] apontam que a atividade reprodutiva de muitas espécies de cactáceas pode ocorrer independente da precipitação, fornecendo alimentos tanto para polinizadores, quanto dispersores frugívoros e omnívoros, por um maior período durante o ano, sendo assim considerados recursos chave em períodos de escassez de alimento [7], especialmente frutos, em ambientes áridos como acontece na Caatinga, por exemplo. As flores e frutos também tem papel importante na manutenção dessas comunidades por causa das altas concentrações de água no néctar e polpa. Os Campos Rupestres também sofrem com a presença restrita e sazonal de recursos, e o aumento da produção através da associação cacto-cupim proporciona maior disponibilidade, por mais tempo, desses recursos para toda a comunidade dessa área.

Somando que as cactáceas podem reproduzir independente da precipitação [23,26,61,70], ao fato de que além de fatores primários, os fatores secundários também apresentam um importante papel [19], podemos considerar que a presença dos cupins, sendo considerados aqui como fatores secundários, estão desenvolvendo ação indireta sobre esse sistema e proporcionando um maior sucesso reprodutivo em seus cactos associados. Em estudo desenvolvido por Brody et al [71] por exemplo, árvores de *Acacia drepanolobium* que cresciam adjacentes a ninhos de cupim de *Odontotermes* estavam mais propensos a frutificarem, e juntamente com outros fatores, apresentaram maior sucesso reprodutivo. Os ninhos, nesse caso, exerceram papel importante nas propriedades química e física do solo, criando ambientes que favoreciam o crescimento e desenvolvimento das plantas.

Os estudos de cupins nos campos rupestres ainda são muito restritos e pouco se sabe sobre a distribuição de espécies e o modo como elas se adaptam as peculiaridades desse ambiente (dados não publicados). Apesar dessa coleta e identificação dos cupins a nível de gênero, sabemos que esses ambientes carecem de estudos mais aprofundados para os cupins de modo geral. Assim como vem sendo descrito para a flora, o mesmo pode estar ocorrendo para a fauna dos campos rupestres: a sua riqueza é muito vasta, mas existe um alto nível de ameaça e as espécies podem estar se extinguindo antes mesmo de serem conhecidas e estudadas [12,58].

Em se tratando das interações entre insetos e plantas, muito se conhece sobre a herbivoria, polinização, dispersão, entre outras. Para os insetos sociais, além da polinização efetuada por abelhas e vespas, muitos estudos são voltados para as formigas, como por exemplo, a mirmecofilia [72,73]. Nós encontramos apenas seis trabalhos de cupins associados a plantas. Dois deles foram os únicos estudos entre cactos e cupins encontrados, desenvolvidos na Caatinga por Bezerra-Gusmão [74] e Silva et al [75], em que colônias de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae: Nasutitermitinae) consomem os tecidos vegetais de *Pilosocereus gounellei* (Cactaceae), ou se aproveitam dessa e de outras espécies de cactos (*Pilosocereus pachycladus*, *Cereus jamacaru*, *Tacinga palmadora* e *Tacinga inamoena*) para se nidificarem, provavelmente porque no período chuvoso eles tem uma maior disponibilidade de recursos.

Os outros quatro estudos mostram uma interação positiva-neutra ou neutra-neutra entre a planta e o cupim. Thorne, Haverty e Bezing [76], abordaram a associação entre *Nasutitermes acajutlae* (Termitidae: Nasutitermitinae) e *Tillandsia utriculata* (Bromeliaceae), na Ilha Guana (Ilhas Virgens Britânicas) – Caribe, em que os cupins constroem as galerias de forrageio em sentido ao sistema radicular ou acima do eixo das folhas, onde há acúmulo de água. Esse item que muitas vezes é escasso, devido ao tipo de vegetação xerofítica e o solo poroso da região, pode estar sendo aproveitado, porque os operários de *Nasutitermes*, em terras áridas, dependem de umidade para mastigar e manipular o material usado para a construção de túneis. Outro estudo desenvolvido por Waldemar e Irgang [77], também estudou os efeitos da associação bromélia-cupim, entre as espécies *Dyckia maritima* (Bromeliaceae) e *Cortaritermes silvestrii* (Termitidae: Nasutitermitinae), chamado de mutualismo facultativo. Foi observado que as bromélias cresciam em solos litólicos sobre uma camada de musgo, onde também continham cupinzeiros. Nenhum dos ninhos foi encontrado sem bromélias associadas, no entanto, as bromélias foram encontradas fora dos cupinzeiros, sugerindo que as bromélias se estabelecem primeiro (causa) e posteriormente os cupinzeiros (consequência), já que é mais provável que o comportamento auto-organizado dos cupins promovam o seu deslocamento e colonização em áreas mais benéficas, do que as sementes que são dispersas pelo vento atinjam cupinzeiros (muitas vezes bem maciços) e se estabeleçam e desenvolvam neles.

Segundo Flores-Palacios e Ortiz-Pulido [78], orquídeas das espécies *Brassavola nodosa* e *Myrmecophila grandiflora* (Orchidaceae), em Veracruz - México, crescem em

galerias de forrageio de *Nasutitermes nigriceps* (Termitidae: Nasutitermitinae). Para ambas as espécies de orquídea, foi verificado um maior estabelecimento de plantas juvenis em galerias do que na casca das árvores. Já no estudo desenvolvido por Figueira [79], em áreas de campo rupestre na Serra do Cipó – Minas Gerais, foi observado que a sempre-viva *Paepalanthus bromelioides* (Eriocaulaceae) é encontrada com bastante frequência crescendo sobre montículos de terra cilíndricos, contendo a presença de cupins. Nestes, foi possível coletar, com certa frequência, cupins dos gêneros *Nasutitermes*, seguido por *Velocitermes*. Os gêneros *Spinitermes* e *Amiterms* foram coletados ocasionalmente. É notória a diferença entre esses montículos, considerados também como cupinzeiros (e.g. terra mais compacta, com poucas galerias internas, etc.), e os ninhos isolados de *Nasutitermes* e *Velocitermes* (e.g. presença de mais indivíduos, mais galerias internas, menos compactação, etc.). Verificou-se que os cupins se alimentavam das folhas, raízes e caules secos na base das rosetas da sempre-viva, porém não consumiam a parte viva da planta.

Apesar de estudos como esses, citados anteriormente, ainda não terem resultados muito claros sobre os benefícios diretos que a planta obtém ao se associar ou se enraizar aos ninhos de cupim, nos campos rupestres do Planalto de Diamantina essa é uma observação comum. Além do mais, determinar quem se estabelece a quem é bastante difícil. Em campo, é possível ver diversas plantas crescendo em meio a tufo de gramíneas (Poaceae), onde também se encontram presentes cupinzeiros ou mesmo plantas crescendo enraizadas diretamente nos ninhos, ou mesmo montículos de cupim se formando na base de plantas ali já estabelecidas. Assim como o cacto quiabo-da-lapa (*Cipocereus minensis*) e *Pilosocereus aurisetus* (Cactaceae), outra espécie de cacto endêmica dos campos rupestres, plantas como costela-de-adão (*Monstera deliciosa*, Araceae), canelas-de-ema (*Vellozia* spp., Velloziaceae), espécies de Orchidaceae, Bromeliaceae, Asteraceae, Cyperaceae, Malpigiaceae, Melastomataceae, Fabaceae, entre outras, já foram avistadas crescendo em meio aos ninhos de cupim, principalmente dos gêneros *Nasutitermes* e *Silvestritermes* (observação pessoal).

Esse estudo observou que a presença de ninhos de cupim sozinhos é muito maior do que a presença de cactos e associações. Além disso, podemos perceber que em áreas onde não há afloramentos rochosos, mesmo com a presença de ninhos, não houve presença de cactos. Isso mostra que os afloramentos rochosos são seu habitat principal, e que os cupinzeiros nesses locais têm funcionado como um substrato estratégico para o

desenvolvimento e sucesso reprodutivo da planta, precisando ser investigado mais a fundo para compreender como essa associação se estabelece.

Por fim, os campos rupestres são áreas muito ricas e únicas porque apresentam singularidade em sua biodiversidade, endemismo e ameaça, além da sua ecologia, composição e da diversidade de flora e fauna que abriga [14]. Pouco ainda se sabe sobre a diversidade dos Campos Rupestres em termos de fauna, microrganismos e fungos, bem como seus processos biológicos e demais aspectos. Apesar dos altos níveis de endemismo de espécies com distribuição restrita que se tem, há também altos níveis de ameaça. Como se conhece muito pouco, ou mesmo nem se conhece, desta vasta diversidade de espécies, muitas delas têm se extinguido antes mesmo de serem estudadas [12,80]. Essa é uma área prioritária para conservação que necessita do desenvolvimento de planos de estudos multidisciplinares estratégicos, bem como planos de ação para conservação para garantir seu funcionamento e manter a sua biodiversidade [81].

Agradecimento

À Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri (UFVJM), ao Laboratório de Biologia Evolutiva, Sistemática e Ecologia (LaBESE UFVJM) e toda a sua equipe que ajudou no desenvolvimento desse trabalho.

Referências

1. Thompson JN. Variation in interspecific interactions. *Annu Rev Ecol Syst.* 1988;19: 65–87. doi:10.1146/annurev.es.19.110188.000433
2. Rico-Gray V. Interspecific Interaction. *Encycl Life Sci.* 2001; 1–6.
3. Thompson JN, Fernandez CC. Temporal dynamics of antagonism and mutualism in a geographically variable plant-insect interaction. *Ecology.* 2006;87: 103–112.
4. Stadler B, Dixon AFG. Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2005;36: 345–372. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531
5. Begon M, Townsend CR, Harper JL. *Ecologia: De indivíduos a ecossistemas.* 2009.
6. Forsman JT, Seppänen J-T, Mönkkönen M. Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci.* 2002;269: 1619–1623. doi:10.1098/rspb.2002.2065
7. Fonseca RBS, Funch LS, Borba EL. Reproductive phenology of *Melocactus* (Cactaceae) species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Rev Bras Botânica.* 2008;31: 237–244.
8. D’Eça-Neves FF, Morellato LPC. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos. *Acta Bot Brasilica.* 2004;18: 99–108.
9. Batalha MA, Martins FR. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Aust J Bot.* 2004;52: 149–161. doi:10.1071/BT03098
10. Lieth H. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. In: Lieth H, editor. *Phenology and seasonality modeling.* 1974. pp. 3–19.
11. Fernandes GW, Barbosa NPU, Negreiros D, Paglia AP. Challenges for the conservation of vanishing megadiverse rupestrian grasslands. *Nat Conserv - Brazilian J Nat Conserv.* 2014; 1–5. doi:10.1016/j.ncon.2014.08.003
12. Fernandes GW. The Megadiverse Rupestrian Grassland. In: Fernandes GW, editor. *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil.* Springer

- International Publishing; 2016. pp. 3–14. doi:10.1007/978-3-319-29808-5
13. Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes GW, Rennó HC. CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecol.* 2014;215: 379–388. doi:10.1007/s11258-014-0302-6
 14. Pontara V, Bueno ML, Rezende VL, de Oliveira-Filho AT, Gastauer M, Meira-Neto JAA. Evolutionary history of campo rupestre: an approach for conservation of woody plant communities. *Biodivers Conserv.* 2018;27: 2877–2896. doi:10.1007/s10531-018-1574-2
 15. Silveira FAO, Negreiros D, Barbosa NPU, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, et al. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil.* 2016;403: 129–152. doi:10.1007/s11104-015-2637-8
 16. BFG BFG, Zappi DC, Filardi FLR, Leitman P, Souza VC, Walter BMT, et al. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia.* 2015;66: 1085–1113. doi:10.1590/2175-7860201566411
 17. Colli-Silva M, Vasconcelos TNC, Pirani JR. Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. *J Biogeogr.* 2019;46: 1723–1733. doi:10.1111/jbi.13585
 18. Menezes NL de, Giulietti AM. Campos Rupestres. Mendonça MP, Lins L V., editors. *Lista vermelha das espécies ameaçadas de extinção da flora de Minas Gerais.* 2000: 65–73.
 19. Rojas-Sandoval J, Meléndez-Ackerman E. Reproductive phenology of the Caribbean cactus *Harrisia portoricensis* : rainfall and temperature associations. *Botany.* 2011;89: 861–871. doi:10.1139/b11-072
 20. Belo RM, Negreiros D, Fernandes GW, Silveira FAO, Ranieri BD, Morellato PC. Fenologia reprodutiva e vegetativa de arbustos endêmicos de campo rupestre na Serra do Cipó, Sudeste do Brasil. *Rodriguesia.* 2013;64: 817–828. doi:10.1590/s2175-78602013000400011
 21. Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC, Zipparro VB. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees : A Comparative Study. *BioOne* -

- Biotropica. 2000;32: 811–823.
22. Zhao M, Peng C, Xiang W, Deng X, Tian D, Zhou X, et al. Plant phenological modeling and its application in global climate change research: Overview and future challenges. *Environ Rev*. 2013;21: 1–14. doi:10.1139/er-2012-0036
 23. Gomes VGN, Valiente-banuet A, Araujo AC. Reproductive phenology of cacti species in the Brazilian Chaco. *J Arid Environ*. 2019;161: 85–93. doi:10.1016/j.jaridenv.2018.11.001
 24. Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*. 1994;26: 141–159.
 25. Morellato LPC, Joly CA, Rodrigues RR. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Rev Bras Biol*. 1990; 85–98.
 26. Petit S. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *J Arid Environ*. 2001;49: 521–531. doi:10.1006/jare.2001.0801
 27. Rückamp D, Amelung W, Simone Borma L de, Pena Naval L, Martius C. Carbon and nutrient leaching from termite mounds inhabited by primary and secondary termites. *Appl Soil Ecol*. 2009;43: 159–162. doi:10.1016/j.apsoil.2009.06.012
 28. Rückamp D, Martius C, Bornemann L, Kurzatkowski D, Naval LP, Amelung W. Soil genesis and heterogeneity of phosphorus forms and carbon below mounds inhabited by primary and secondary termites. *Geoderma*. 2012;170: 239–250. doi:10.1016/j.geoderma.2011.10.004
 29. Eggleton P, Bignell DE, Sands WA, Mawdsley NA, Lawton JH, Wood TG, et al. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Philos Trans R Soc London Ser B Biol Sci*. 1996;351: 51–68. doi:10.1098/rstb.1996.0004
 30. López-Hernández D. Nutrient dynamics (C, N and P) in termite mounds of *Nasutitermes ephratae* from savannas of the Orinoco Llanos (Venezuela). *Soil Biol Biochem*. 2001;33: 747–753.
 31. Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes Gonçalves JL, Sparovek G.

- Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol Zeitschrift. 2014;22: 711–728. doi:10.1127/0941-2948/2013/0507
32. Abastecimento M da AP e. Instituto Nacional de Meteorologia - INMET. 2020. Available: <https://portal.inmet.gov.br/>
 33. Alves R, Silva N, Oliveira J, Medeiros D. Circumscribing campo rupestre – megadiverse Brazilian rocky montane savanas. Brazilian J Biol. 2014;74: 355–362. doi:10.1590/1519-6984.23212
 34. Vasconcelos MF de. O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do leste do Brasil? Rev Bras Bot. 2011;34: 241–246. doi:10.1590/s0100-84042011000200012
 35. Zappi DC, Taylor NP. Diversidade e Endemismo de Cactaceae na Cadeia do Espinhaço. Megadiversidade. 2008: 139–144.
 36. Taylor NP, Zappi DC. Cacti of eastern Brazil. R Bot Gard Kew. 2004.
 37. Lopes LT. FENOLOGIA, BIOLOGIA REPRODUTIVA, GERMINAÇÃO E DESENVOLVIMENTO INICIAL DE *Cipocereus minensis* subsp. *leiocarpus* N. P. Taylor & Zappi (Cactaceae) NO PLANALTO DE DIAMANTINA-MG. Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri. 2012.
 38. Martins C, Oliveira R, Filho CVM, Lopes LT, Silveira RA, de Silva JAP, et al. Reproductive biology of *Cipocereus minensis* (Cactaceae)— A columnar cactus endemic to rupestrian fields of a Neotropical savannah. Flora. 2016;218: 62–67. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2015.11.01>
 39. Krishna K, Grimaldi DA, Krishna V, Engel MS. Treatise on the Isoptera of the World. Bull Am Museum Nat Hist. 2013;377.
 40. Vasconcellos A. Cupins: mocinhos ou vilões? Conhecendo os artrópodes do semiárido. 2016: 84–95.
 41. Constantino R. Cupins do Cerrado. 2014.
 42. Constantino R. Termite Diversity in Brazil. In: Moreira FMS, Siqueira JO, Brussaard L, editors. Soil Biodiversity in Amazonian and Other Brazilian Ecosystems. 2006. pp. 117–128.

43. Constantino R. An illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. *Zootaxa*. 2002;67: 1.
doi:10.11646/zootaxa.67.1.1
44. Rocha MM, Canello EM. Comparative anatomy of the gut of the South American species of *Amitermes*, with description of two new species and an identification key based on soldiers and workers. *Zootaxa*. 2020;4751: 75–104.
doi:10.11646/zootaxa.4751.1.4
45. Rocha MM, Cuezco C, Constantini JP, Oliveira DE, Santos RG, Carrijo TF, et al. Overview of the morphology of neotropical termite workers: History and practice. *Sociobiology*. 2019;66: 1–32. doi:10.13102/sociobiology.v66i1.2067
46. Kovach WL. Oriana - Circular Statistics for Windows. Kovach Computing Services. 2013.
47. Zar JH. Biostatistical Analysis. 15 ed. Zar JH, editor. 2010.
48. Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, et al. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R J*. 2017;9: 378–400.
49. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. 2020.
50. Holt JA, Lepage M. Termites and Soil Properties. 1 ed. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M, editors. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. 1 ed. Springer Netherlands; 2000. pp. 389–408.
51. Noirot C, Darlington JPEC. Termite Nest: Architecture, Regulation and Defence. 1 ed. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M, editors. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. 1 ed. Springer Netherlands; 2000. pp. 121–140.
52. Korb J, Linsenmair KE. The effects of temperature on the architecture and distribution of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds in different habitats of a West African Guinea savanna. *Insectes Soc*. 1998;45: 51–65. doi:10.1007/s000400050068
53. Brody AK, Palmer TM, Fox-Dobbs K, Doak DF. Termites, vertebrate herbivores, and the fruiting success of *Acacia drepanolobium*. *Ecology*. 2010;91: 399–407.

doi:10.1890/09-0004.1

54. Fox-dobbs K, Doak DF, Brody AK, Palmer TM. Termites create spatial structure and govern ecosystem function by affecting N₂ fixation in an East African savanna. *Ecology*. 2010;91: 1296–1307.
55. Evans TA, Dawes TZ, Ward PR, Lo N. Ants and termites increase crop yield in a dry climate. *Nat Commun*. 2011;2: 262–267. doi:10.1038/ncomms1257
56. Schaefer CE, Côrrea GR, Cândido HG, Arruda DM, Nunes JA, Araujo RW, et al. The Physical Environment of Rupestrian Grassland (Campo Rupestre) in Brazil: Geological, Geomorphological and Pedological Characteristics, and Interplays. In: Fernandes GW, editor. *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing; 2016. pp. 15–54.
57. Schaefer CE, Cândido HG, Côrrea GR, Nunes JA, Arruda DM. Soil associated with Rupestrian Grasslands. In: Fernandes GW, editor. *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing; 2016. pp. 55–70.
58. Silveira FAO, Negreiros D, Barbosa NPU, Buisson E, Carmo FF. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre : a neglected conservation priority. *Plant Soil*. 2016;403: 129–152. doi:10.1007/s11104-015-2637-8
59. Holt JA, Coventry RJ. Nutrient Cycling in Australian Savannas. *J Biogeogr*. 1990;17: 427–432.
60. Bottinelli N, Jouquet P, Capowiez Y, Podwojewski P, Grimaldi M, Peng X. Why is the influence of soil macrofauna on soil structure only considered by soil ecologists? *Soil Tillage Res*. 2015;146: 118–124.
61. Cruz PE, Pavón NP. Reproductive phenology of *Isolatocereus dumortieri* (Cactaceae) in semiarid scrub in central Mexico : Effect of rain during the dry season. *J Arid Environ*. 2013;92: 53–58. doi:10.1016/j.jaridenv.2012.12.004
62. Colaço MAS, Fonseca RBS, Lambert SM, Costa CBN, Machado CG, Borba EL. Biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G . Heimen & R . Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina,

- Nordeste do Brasil. Rev Bras Botânica. 2006;29: 239–249.
63. Locatelli E, Machado ICS. Floral biology of *Cereus fernambucensis* : a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya*. 1999;17: 86–94.
doi:10.25223/brad.n17.1999.a5
 64. Cerqueira CO, Funch LS, Borba EL. Fenologia de *Syngonanthus mucugensis* Giul. subsp. *mucugensis* e *S. curralensis* Moldenke (Eriocaulaceae), nos municípios de Mucugê e Morro do Chapéu , Chapada Diamantina , BA , Brasil. *Acta Bot Brasilica*. 2008;22: 962–969.
 65. Madeira JA, Fernandes GW. Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipo, Brazil. *J Trop Ecol*. 1999;15: 463–479.
 66. Bowers JE. Environmental determinans of flowering date in the columnar cactus *Carnegiea gigantea* in the Northern Sonoran Desert. *Madroño*. 1996;43: 69–84.
doi:10.2307/41425119
 67. Ruiz A, Santos M, Cavelier J, Soriano PJ. Estudio Fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica*. 2000;32: 397–407.
doi:10.1646/0006-3606(2000)032[0397:efdcee]2.0.co;2
 68. Munguía-Rosas MA, Sosa VJ. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecol*. 2010;211: 191–201. doi:10.1007/s11258-010-9784-z
 69. Bustamante E, Búrquez A. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Ann Bot*. 2008;102: 1019–1030. doi:10.1093/aob/mcn194
 70. Quirino ZGM. Fenologia, Síndromes de Polinização e Dispersão de Recursos Florais de Uma Comunidade de Caatinga no Cariri Paraibano. Universidade Federal do Pernambuco. 2006.
 71. Brody AK, Palmer TM, Fox-Dobbs K, Doak DF. Termites, vertebrate herbivores, and the fruiting success of *Acacia drepanolobium*. *Ecology*. 2010;91: 399–407.
doi:10.1890/09-0004.1
 72. Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC. *Biologia da Polinização*. 1 ed.

Projeto Cultural; 2014.

73. Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM. Ecologia das Interações Plantas-Animais: Uma Abordagem Ecológico-Evolutiva. Rio de Janeiro: Technical Books; 2012.
74. Bezerra-Gusmão MA. História Natural de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) (Isoptera:Termitidae) em uma área de Caatinga do Cariri Paraibano, no nordeste do Brasil. Universidade Federal da Paraíba. 2008.
75. Silva F de A da, Fernandes HF, Silva GMB da, Costa D de A, Christoffersen ML, Silva V da, et al. Association between *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) (Isoptera: Termitidae) with *Pilosocereus gounellei* (Weber ex Schum) Byles & Rowley (Cactaceae) at the Northeastern Brazil. *Rev Bras Gestão Ambient e Sustentabilidade*. 2017;4: 289–297.
doi:10.21438/rbgas.040804
76. Thorne BL, Haverty MI, Benzing DH. Associations Between Termites and Bromeliads in Two Dry Tropical Habitats. *Biotropica*. 1996;28: 781–785.
Available: <https://www.jstor.org/stable/2389067>
77. Waldemar CC, Irgang BE. A ocorrência do mutualismo facultativo entre *Dyckia maritima* Backer (Bromeliaceae) e o cupim *Cortaritermes silvestrii* (Holmgren), Nasutitermitinae, em afloramentos rochosos no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS. *Acta Bot Brasilica*. 2003;17: 37–48. doi:10.1590/S0102-33062003000100004
78. Flores-Palacios A, Ortiz-Pulido R. Epiphyte orchid establishment on termite carton trails. *Biotropica*. 2005;37: 457–461. doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00060.x
79. Figueira JEC. Associação entre *Paepalanthus bromelioides* Silv. (Eriocaulaceae), aranhas e térmitas. Universidade Estadual de Campinas. 1989.
80. Rapini A, Ribeiro PL, Lambert SM, Pirani JR. A Flora dos Campos Rupestres da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade*. 2008: 15–23.
81. Queiroz S, Pacheco M, Sant’ana L, Cruz C, Oliveira C, Sincurá Y, et al. Polinizadores e visitantes florais da Cadeia do Espinhaço: o estado da arte. *Rev Espinhaço*. 2018;7: 12–26. Available:

<http://revistaespinhaco.com/index.php/journal/article/view/220>

